Aus der arachnolog. Abteilung des Berliner Zoolog. Museums

Untersuchungen über Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen

Mit 40 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Max Ehlers
aus Neuhardenberg

Tag der Promotion: 5. Juli 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 23. November 1938

1939

N 32

Aus der arachnolog. Abteilung des Berliner Zoolog. Museums

Untersuchungen über Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen

Mit 40 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Max Ehlers
aus Neuhardenberg

Tag der Promotion: 5. Juli 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 23. November 1938

1939

Referenten: Prof. Dr. E. Hesse
Prof. Dr. H. v. Lengerken

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 72. Abt. f. Systematik. 1939.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem u. R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 374
Material und Methodik 376
A. Der Lauf auf der horizontalen Ebene 378
I. Laufrhythmus 378
II. Das Arbeiten der einzelnen Beine und Gelenke 381
a) Drehung (Hüftgelenk, Rumpfgelenk) 381
b) Beugung und Streckung 390
c) Funktion der Beine und Gelenke beim Lauf (1., 2., 3., 4. Beinpaar) 392
III. Auftreten 407
a) Klauen 407
b) Hafthaare 410
c) Stacheln und Metatarsusgelenk 411
IV. Zusammenarbeit der Beine 418
a) Normales Laufschema 420
b) Abweichungen 421
c) Der Kurvenlauf 424
d) *Segestria senoculata* 425
e) Funktioneller Ersatz fehlender Beine 428

Seite
V. Schrittlänge und Laufgeschwindigkeit 432
VI. Körperhaltung 440
VII. Seitwärts- und Rückwärtslauf 443
B. Der Sprung 446
I. Bei Salticiden 447
a) Funktion der Beine beim Sprung (vordere Beinpaare, hintere Beinpaare) 448
b) Sprungweite 457
II. Bei anderen Spinnen 458
a) *Oxyopes ramosus* 458
b) *Micrommata viridissima* 458
c) Laufspinnen 459
d) *Clubiona* 459
C. Die Lokomotion in senkrechten Röhren 460
I. *Atypus affinis* EICHW. 461
a) Funktion der Beine 462
b) Klauen und Stacheln 464
c) Anpassung in der Beinlänge 467
II. *Eresus niger* PET. 469
D. Die Lokomotion am Faden 472
I. Ablassen am Faden 473
II. Hochklettern am freien Faden 476
III. Klettern am waagerechten Faden 478
E. Die Lokomotion auf und im Wasser 482
I. Lokomotion auf der Wasseroberfläche 482
a) Laufspinnen 483
b) Tetragnathiden 485
c) Argiopiden 487
II. Schwimmen unter Wasser (*Argyroneta*) 491
Zusammenfassung 494
Literaturverzeichnis 497

Einleitung.

Wenn man die über die Lokomotion der Spinnen bekannt gewordene Literatur durchsieht, so muß man feststellen, daß unsere Kenntnis darüber noch recht gering ist, obgleich sich nicht wenige Autoren bereits mit dieser Frage befaßt haben. Die älteren Arbeiten von CARLET (1879), GAUBERT (1890), DEMOOR (1890) und DIXON (1893), die zeitlich alle ungefähr zusammenfallen, behandeln in größerem systematischen Rahmen die Lokomotion bei Arthropoden oder doch Arachniden und lassen wohl gerade deshalb ein spezielleres Eingehen auf die Spinnen vermissen. Daneben ist bei ihnen allen eine gewisse Einseitigkeit in der Fragestellung zu bemerken, indem das Hauptproblem in der Feststellung des Laufrhythmus gesehen wird, die Fülle der anderen mit der Lokomotion zusammenhängenden Fragen aber z. T. überhaupt keine Beachtung findet. Besonders erwähnt seien GAUBERTS (1892) wertvolle morphologische Ergebnisse über die Beine (Gelenke, Muskulatur u. a.).

Erst in neuerer Zeit wurde durch KÄSTNER (1924) die Frage wieder aufgegriffen. Seine Arbeit „Beiträge zur Lokomotion der Arachniden: Araneae“ [1]) bedeutet einen großen Fortschritt. Ihr Wert liegt besonders in der Erweiterung unserer Kenntnis über Bau und Funktion der Beingelenke. Neben einzelnen Angaben über Auftreten, Geschwindigkeit u. a., womit die Fragestellung des ganzen Themas eine Ausdehnung erfährt, analysiert KÄSTNER den Gang einer *Aranea diadema* L.

Im Hinblick auf die bisherige Behandlung der Lokomotion der Spinnen erschien eine genauere Untersuchung notwendig. Als gut bekannt durch KÄSTNERS Arbeit konnte bisher nur die Lokomotion der Kreuzspinne gelten. Es ist aber klar, daß die an einer typischen Netzspinne gewonnenen Ergebnisse gerade hinsichtlich des Laufens, das Argiopiden normalerweise nur selten ausführen, noch keine verallgemeinernden Schlüsse zulassen. Daneben ist die bei aller Starrheit des Bauplans große morphologische und biologische Uneinheitlichkeit bei den Spinnen zu bedenken. Nur eine vergleichende Untersuchung verschiedener Gruppen kann darüber zu brauchbaren Ergebnissen führen, wie weit die Art der Lokomotion als Produkt ökologischer Faktoren anzusehen ist.

Ich habe den Hauptwert meiner Arbeit auf die Untersuchung des Laufens auf der horizontalen Fläche [2]) gelegt, weil es die einzige Art der Lokomotion ist, zu der alle Spinnen befähigt sind, auch die Röhren-, Netz- oder Wasserspinnen. Klettern am Faden, Schwimmen und Springen sind sekundäre Formen der Ortsbewegung bei Spinnen. Es versteht sich, daß die Untersuchung zunächst die Gruppen betraf, die sich normalerweise laufend vorwärtsbewegen, nämlich die Citigraden (Lycosiden, Pisauriden), Drassiden, Clubioniden u. a.; doch wurden hierzu auch Vertreter aller anderen mir zur Verfügung stehenden Familien herangezogen. Die alte Einteilung der Spinnen in sedentäre (Netzspinnen) und vagabundierende (Jagdspinnen) ist eine rein biologische, die nicht für die Art der Lokomotion Gültigkeit besitzt. So stehen unter ersteren die Ageleniden und Amaurobiiden morphologisch und physiologisch den Jagdspinnen viel näher als den typischen Vertretern der Netzspinnen (Argiopiden, Tetragnathiden, Theridiiden

1) Im Handbuch der Zoologie (KÜKENTHAL) wird bei Besprechung der Lokomotion der Spinnen von GERHARDT und KÄSTNER (1937) im wesentlichen auf die Ergebnisse dieser Arbeit zurückgegriffen.

2) Auch die Arbeiten der anfangs genannten Autoren gelten im wesentlichen für das Laufen auf dem Substrat.

u. a.), während unter den anderen die z. T. wenig mobilen Thomisiden (Misumeninae) herausfallen.

Ausgehend vom Lauf auf dem Substrat habe ich unter weitgehender Beachtung ökologischer Gesichtspunkte die anderen Formen aktiver Ortsbewegung bei Spinnen[1]) untersucht, den Sprung, das Klettern in der Röhre und am Faden, das Wasserlaufen und Schwimmen[2]), wobei immer besonders das Arbeiten der Beine verfolgt wurde. Auf die Lokomotion am Faden soll nur kurz eingegangen werden, da sie z. T. (Radnetzspinnen) schon recht gut erforscht ist und mir andererseits eine genauere Untersuchung ihrer biologischen Anwendung (z. B. Netzbau u. a.) im Rahmen meiner Arbeit im einzelnen nicht möglich war. Hinsichtlich der passiven Ortsbewegung mit Hilfe fliegender Fäden verweise ich besonders auf die Arbeiten von Mc Cook (1890/93) und Nielsen (1932).

Meine Untersuchungen, die sich über eine Zeit von mehr als 3 Jahren erstreckten, führte ich zum großen Teil im Berliner Zoologischen Museum aus. Für die Gewährung eines Arbeitsplatzes danke ich Herrn Direktor Prof. v. Lengerken sowie seinem Vorgänger Prof. Zimmer. Meinen herzlichsten Dank sage ich auch an dieser Stelle Herrn Prof. E. Hesse, Leiter der arachnologischen Abteilung im Museum, der mit freundlichstem Interesse meine Arbeit unterstützte und leitete und sie durch zahlreiche Anregungen in dankenswerter Weise förderte.

Material und Methodik.

Bei der Untersuchung lebender Spinnen habe ich nur einheimische Arten benutzt[3]). Diese Einschränkung verliert an Bedeutung, wenn man die morphologische und biologische Mannigfaltigkeit unserer Spinnenfauna bedenkt. Ich habe mich bemüht, für alle Versuche Vertreter verschiedenster Familien heranzuziehen.

Das für meine Untersuchungen reichlich benötigte lebende Material konnte ich mir größtenteils aus der Berliner Umgebung selbst beschaffen. Herrn Dr. Quelle (Berlin) danke ich für freundlichst mir überlassene Exemplare von *Aelurillus festivus* C. L. Koch, *Ero tuberculata* Deg., *Scotophaeus scutulatus* L. Koch u. a. Einige mehr montane Arten wie *Amaurobius claustrarius* Hahn, *A. fenestralis* Stroem., *Coelotes terrestris* Wid. fing ich in größerer Menge im Harz.

Die von mir zu den Versuchen benutzten lebenden Spinnen gehören folgenden Familien und Gattungen an[4]):

Atypidae: *Atypus*.
Drassidae: *Drassodes, Gnaphosa, Pterotricha, Scotophaeus, Zelotes*.
Sparassidae: *Micrommata*.

1) Klettern am Substrat ist ähnlich dem Lauf auf der Ebene, im einzelnen aber stark abhängig von verschiedenen Faktoren (Neigung des Substrats, Struktur der Oberfläche, Vorhandensein von Hafthaaren u. a.); eine genauere Untersuchung erübrigte sich daher.

2) Auf speziellere Literatur komme ich bei Besprechung der einzelnen Lokomotionsarten zurück.

3) In Nomenklatur und Systematik halte ich mich daher im wesentlichen an Roewer (Tierwelt Mitteleuropas, Vol. 3, 1929).

4) In die schwierige Bestimmung des Materials führte mich Herr Prof. E. Hesse in freundlichster Weise ein und stellte mir auch später dazu die Literatur aus seiner Abteilung zur Verfügung.

Thomisidae: *Coriarachne, Misumena, Pistius, Philodromus, Thanatus, Thomisus, Tibellus, Xysticus.*
Clubionidae: *Agroeca, Chiracanthium, Clubiona, Liocranum.*
Attidae (Salticidae): *Aelurillus, Attulus, Dendryphantes, Euophrys, Evarcha, Heliophanes, Marpissa, Pellenes, Philaeus, Salticus, Sitticus.*
Dysderidae: *Harpactes, Segestria.*
Dictynidae: *Dictyna.*
Pholcidae: *Pholcus.*
Theridiidae: *Asagena, Steatoda, Theridium.*
Linyphiidae: *Lephthyphantes, Linyphia, Stemonyphantes, Tapinopa.*
Micryphantidae: *Centromerus*
Uloboridae: *Hyptiotes.*
Mimetidae: *Ero.*
Argiopidae: *Aranea, Argiope, Meta, Zilla.*
Tetragnathidae: *Pachygnatha, Tetragnatha.*
Amaurobiidae: *Amaurobius.*
Agelenidae: *Agelena, Argyroneta, Coelotes, Tegenaria, Textrix.*
Eresidae: *Eresus.*
Oxyopidae: *Oxyopes.*
Pisauridae: *Dolomedes, Pisaura.*
Lycosidae: *Arctosa, Lycosa, Pirata, Trochosa, Xerolycosa.*

Von den 25 deutschen Spinnenfamilien (nach Roewer, 1929) konnte ich nur Vertreter der Oonopidae (*Dysderina, Oonops*), Sicariidae (*Scytodes*) und Zodariidae (*Zodarium*) lebend nicht untersuchen.

Für rein morphologische Untersuchungen benutzte ich außer eigenem das reichhaltige Material des Berliner Zoologischen Museums, welches mir von dem Leiter der arachnologischen Abteilung Herrn Prof. E. Hesse freundlichst für meine Zwecke zur Verfügung gestellt wurde. Als wertvoll für vergleichende Feststellungen an den 4 Beinpaaren erwiesen sich besonders die Dahlschen Dauerpräparate der Berliner Sammlung.

Um die Ergebnisse nicht in falschem Sinne durch längere Gefangenschaft zu beeinflussen, wurden die Spinnen möglichst bald nach ihrem Fang untersucht. Wie wichtig in diesem Zusammenhang auch die körperliche Verfassung ist, beweist das Beispiel Demoors (1890), der nach Kästner (1924) offensichtlich deshalb zu falschen Ergebnissen kam, weil er erschöpfte Tiere untersuchte. Tatsächlich unterscheidet sich die schleppende Lokomotion einer stark ermüdeten Spinne außerordentlich von dem gleich schnellen Lauf einer frischen. Ein schlecht genährtes Tier ermüdet viel schneller als ein solches, das gerade Nahrung aufgenommen hat. Auf einen guten körperlichen Zustand mußte daher durch reichliches Füttern und Tränken geachtet werden, besonders dann, wenn sich eine längere Gefangenhaltung nicht umgehen ließ.

Wenn Spinnen sich in Gefangenschaft unter engen räumlichen Verhältnissen häuten, kann unter dem Mangel der nötigen Bewegungsmöglichkeit für die mit ihrer Chitinbekleidung erst allmählich verhärtenden Beine ein völlig anormales Verhalten beim Lauf später die Folge sein. Das zeigte sich z. B. bei einem *Dolomedes fimbriatus* ♂ und einer *Pisaura listeri* ♀, die nach ihrer letzten Häutung in einem engen Behälter bei Laufversuchen völlig vom normalen Rhythmus abwichen und außerdem eine geringe morphologische Deformierung ihrer Beine zeigten. Besonders bei gefangenen Laufspinnen war daher für den nötigen Auslauf zu sorgen.

Um überhaupt ein Schema in der Lokomotion festzustellen, war es nötig, dafür konstante Bedingungen zu schaffen. Wie ich eingangs begründete, war an erster Stelle der Lauf auf der horizontalen Ebene zu untersuchen. Unter natürlichen Verhältnissen ist die Lokomotion infolge der Unebenheiten des Bodens, Pflanzenwuchs u. a. meist eine Kombination von Laufen und Klettern, die keinem Schema folgt. Die Untersuchung mußte daher auf völlig ebenem Substrat erfolgen. Diese unumgängliche Schematisierung habe ich versucht, durch ökologische Hinweise weitestgehend auszugleichen. Zur Beobachtung der sekundären Lokomotionsarten konnte ich in stärkerem Maße als hier die Versuche am Biotop und unter Bedingungen durchführen, die den ökologischen Verhältnissen mehr entsprachen.

Als Substrat für die Laufversuche benutzte ich festes weißes Zeichenpapier (rauh)[1]. Das erwies sich aus zwei Gründen als vorteilhaft: 1. Das Substrat war rauh genug, um den lokomotorisch angreifenden Teilen der Beine in der Remotionsphase genügend Widerhalt zu bieten. 2. Das Papier konnte mit einer Kerzenflamme berußt werden, ohne sich dabei durch die Erwärmung zu bräunen oder zu entzünden. Da ich besonders bei kleinen und allen schnellaufenden Arten auf die indirekte Untersuchungsmethode durch die Spuren, die sie beim Laufen über berußtes Substrat hinterließen, angewiesen war und nur so genauen Aufschluß über das Auftreten, Schrittlänge u. a. erhalten konnte, war die Feststellung noch sehr feiner Spuren notwendig und durch den Schwarzweiß-Kontrast auch möglich.

Der Gedanke, die Lokomotion durch Rußspuren zu untersuchen, ist naheliegend. KÄSTNER (1924) benutzte diese Methode, um festzustellen, wie die Kreuzspinne auftritt, und v. HOLST (1934) prüfte damit die Koordination der Beinbewegung bei Chilopoden. Ich habe besonders großen Wert darauf gelegt, weil nur auf diese Weise exakte Messungen durchzuführen sind.

Auf Methodik bei Untersuchung der anderen Formen von Ortsbewegung bei Spinnen komme ich an entsprechender Stelle zurück.

Bei Längenangaben gelten, soweit nicht anders bezeichnet, alle Zahlen in Millimeter.

Bezeichnung der Beinwinkel s. S. 391.

Abkürzungen:

Ceph Cephalothorax, Prosoma, Vorderkörper	Fe Femur, Schenkel
Abd Abdomen, Opisthosoma, Hinterleib	Pt Patella
K. L Körperlänge	Ti Tibia
Cx Coxa, Hüfte	Mt Metatarsus
Tr Trochanter	Ta Tarsus

A. Der Lauf auf der horizontalen Ebene.

I. Laufrhythmus.

Der Laufrhythmus, d. h. die Koordination der Beinbewegung, hat unter allen mit der Lokomotion zusammenhängenden Fragen schon lange besondere Beachtung gefunden. Die eingangs genannten älteren Autoren gingen fast nur darauf ein. In neuerer Zeit wurde besonders die Abhängigkeit des Laufrhythmus vom Zentralnervensystem bei Arthropoden in einer Reihe von Arbeiten experimentell untersucht (BETHE, v. UEXKÜLL, KÜHL, v. HOLST u. a.), wobei allerdings von Arachniden nur die Opilionen durch BETHE (1930) genauer geprüft wurden.

Mit Ausnahme von DEMOOR (1890)[2], den KÄSTNER (1924) bereits widerlegt, kommen alle Autoren in ihren Untersuchungen über den Laufrhythmus bei Spinnen zur Bestätigung des zuerst von CARLET (1879) festgestellten Diagonalschemas, das bekanntlich bei auf paarigen

1) Flüchtige Arten wurden zur Feststellung der Beinwinkel in einem Glasaquarium untersucht, worin das Papier in halber Höhe waagerecht eingelassen war.

2) Nach DEMOOR, dessen Ansichten von anderen (SIMON, 1892 und BOIS-REYMOND, 1914) übernommen wurden, arbeitet das 1. und 4. Bein einer Seite gleichmäßig. — Auch LINDEMANN (1864) beschreibt bei Phalangiden einen nach KÄSTNER (1923) falschen Laufrhythmus.

Extremitäten laufenden Tieren eine weite Verbreitung besitzt. Es besagt, daß jedes Bein beim Lauf gleichzeitig und gleichsinnig mit dem diagonal zu ihm gestellten arbeitet, dagegen mit dem in gerader Richtung vor, hinter oder neben ihm stehenden alterniert. Carlets Schema drückt dies kurz aus. Die römischen Ziffern stellen 4 Beine dar, die unter sich gleichartig und mit den anderen 4 Beinen (arabische Ziffern) alternierend arbeiten.

I	1
2	II
III	3
4	IV

Die Gültigkeit des Diagonalschemas konnte ich für alle von mir untersuchten Arten bestätigen. Die einzige sicher festgestellte Ausnahme bildete *Segestria senoculata* L. (s. S. 425), bei der man jedoch auch nur von einer Veränderung des normalen Laufschemas sprechen kann. Aber auch bei den anderen Arten ist der Laufrhythmus keineswegs starr, sondern er paßt sich überaus plastisch den jeweiligen Bedingungen an.

Schon beim Lauf auf völlig ebenem Substrat erfolgt die Bewegung der 4 nach dem Schema gleichmäßig arbeitenden Extremitäten nicht genau synchron, sondern mit geringen Zeitdifferenzen. So erwähnt Dixon (1893) eine „wave of motion in one set of diagonals", die bei *Tarentula pulverulenta* von vorn nach hinten oder umgekehrt, bei *Tegenaria derhami* meist von hinten, manchmal von der Mitte oder von beiden Enden gleichzeitig ausgehend verlief. Eine bestimmte Regelmäßigkeit darin wird also, wie diese Beobachtungen zeigen, nicht einmal bei einer Art eingehalten und ist, wie ich feststellen konnte, sogar beim gleichen Tier oft nicht vorhanden. Meine Untersuchungen brachten mich aber zur Überzeugung, daß diese kleinen Abweichungen vom Diagonalrhythmus, d. h. das „Nachkommen" eines Beines hinter einem anderen, mit dem es synchron arbeiten müßte, nur für den sehr langsamen Lauf gelten. Ganz abgesehen vom 1. Beinpaar, das oft völlig abweichend vom Diagonalschema als „Taster" benutzt wird, läßt sich bei sehr langsamer Lokomotion dieses „Nachkommen" durch direkte Beobachtung beweisen; es handelt sich allerdings nur um minimale Zeitdifferenzen. Geht der Lauf schneller vor sich, dann nähert sich der Laufmodus sehr schnell dem exakt diagonalen Schema, d. h. die 4 entsprechenden Beine arbeiten dann wirklich synchron. Z. B. konnte ich bei einem *Pistius truncatus* ♀ und *Dolomedes fimbriatus* ♂, die bei einer Geschwindigkeit von 1,5 bzw. 3,5 cm/sec noch deutliches Abweichen vom Diagonalrhythmus erkennen ließen, dieses bei 2,5 bzw. 6—7 cm/sec nicht mehr feststellen, obgleich diese Geschwindigkeiten und die Größe der Tiere

eine Beobachtung mit dem Auge noch durchaus zuließ. Für feinere Feststellungen bei schnellem Lauf versagt natürlich das menschliche Auge infolge der hohen Bewegungsfrequenz der Beine. Doch war es möglich, mit Hilfe der Spuren auf berußtem Substrat nachzuweisen, daß auch dann der Laufrhythmus exakt diagonal ist.

Das Abweichen bei sehr langsamem Lauf, das sich, wie ich weiter unten zeigen werde, nicht nur auf den Laufrhythmus erstreckt, hat seinen Grund in den dann stärker hervortretenden Nebenfunktionen der Beine (Tasten, Beutefang). Mit ihrer bei größerer Geschwindigkeit steigenden rein lokomotorischen Bedeutung geht in ihrem Bewegungsrhythmus eine Angleichung an das Diagonalschema parallel.

Der Lauf geht bei Spinnen meist nicht ohne Unterbrechung über längere Strecken. Manchmal, besonders bei nicht beunruhigten Tieren, ist er überhaupt ruckweise, d. h. Bewegung und Ruhepause wechseln immer bald miteinander ab. Diese Erscheinung, von Weyrauch (1935, 1937) besonders bei Insekten, aber auch bei einigen Salticiden und Lycosiden näher untersucht und als Internodiallauf bezeichnet, ist für das Laufen vielen Spinnen geradezu charakteristisch. Beim Halten wird meist die Beinstellung nicht verändert, und das ruhende Tier läßt dann — besonders bei Drassiden und Lycosiden — die diagonale Beinstellung schön erkennen. Aus biologischen Gründen trifft das aber für viele andere Spinnen nicht zu, die wohl diagonal laufen, aber beim Anhalten eine andere nicht diagonale Beinstellung zeigen. *Philodromus*, *Micrommata* und *Tibellus* nehmen sofort ihre Schutzstellung (s. S. 392) ein. Linyphiiden (*Linyphia*, *Lephthyphantes*) und viele Ageleniden (*Tegenaria*, *Textrix*, *Agelena*) strecken meist sofort alle Beine aus und zeigen damit eine Stellung, die sie unter natürlichen Verhältnissen unter bzw. auf dem flächenartig ausgebreiteten Fangnetz in der Ruhe einnehmen. Ähnlich ist es bei anderen Netzspinnen, bei denen der Internodiallauf jedoch weniger deutlich in Erscheinung tritt.

Auch die meisten Springspinnen laufen ruckweise: sie zeigen in den Ruhepausen aber seltener die Diagonalstellung, sondern nehmen meist — bei Beunruhigung immer — sofort die nicht diagonale Sprungstellung ein.

Abweichungen vom normalen Rhythmus kommen ferner beim Wasserlaufen und Klettern am Faden vor, worauf ich bei Besprechung dieser Lokomotionsarten näher eingehen werde.

Unter natürlichen Verhältnissen ist der Diagonalrhythmus nur selten exakt zu beobachten, weil die durch verschiedene Form und

Lage des Substrats wechselnden Anforderungen seine Plastizität deutlich hervortreten lassen. Über seine Konstanz läßt sich sagen, daß er eingehalten wird, solange er unter den gegebenen Bedingungen zweckmäßig ist; alle Abweichungen sind wirklich begründet.

II. Das Arbeiten der einzelnen Beine und Gelenke.

Morphologisch gehören bei Spinnen die beiden vorderen Beinpaare einerseits und die hinteren andererseits zusammen (Verhältnis in der Länge der Beinglieder, Stellung des Ta zum Mt, Bestachelung u. a.). Funktionell ist das gleiche durch ihre Lage bedingt (1. und 2. Bein vorn gelegen, daher mehr ziehend; 3. und 4. Bein hinten gelegen, daher mehr schiebend). In der lokomotorischen Arbeitsweise dagegen stimmen eher das 1. und 4. Beinpaar überein, die sich mehr in der Längsrichtung des Körpers bewegen, und stehen den beiden mittleren mehr seitlich arbeitenden Paaren gegenüber. Das hat besonders Kästner (1924) hervorgehoben [1]), indem er bei *Aranea* dem 1. und 4. Bein ein Arbeiten nur durch Beugen bzw. Strecken zuschreibt, während nach ihm das 2. Bein durch Beugung plus Drehung des Beines in toto nach hinten, das 3. durch diese Drehung plus einer Drehung um die Längsachse arbeiten. Eine solche grundsätzliche Unterscheidung der 4 Beinpaare, die sich z. T. daraus erklärt, daß Kästner in *Aranea diadema* L. eine mehr an die Lokomotion am Faden als auf dem horizontalen Substrat angepaßte Spinne untersuchte, ist allerdings nicht vorhanden. Jedes Bein ist nicht nur zu einer ähnlichen Aktion wie ein anderes unter Benutzung aller genannten Komponenten fähig, wie schon der gleiche Bau der Gelenke bei allen 4 Beinpaaren vermuten läßt, sondern zeigt sie auch beim normalen Lauf. Groß sind dabei nur die quantitativen Unterschiede in der Anwendung der einzelnen Aktionsarten: so arbeitet z. B. das 1. Bein vorwiegend durch Beugung, während beim 3. die Drehung um die Längsachse am meisten hervortritt.

a) Drehung [2]).

Verbindet man die aufeinanderfolgenden Auftrittspunkte des linken 1. Beines beim Lauf und andererseits die des rechten, so erhält man 2 parallele Linien, deren Abstand voneinander ich als „Spurweite 1“

1) Bei Simon (1892), der hauptsächlich auf Demoor (1890) zurückgreift, werden die beiden mittleren Beinpaare als „leviers de sustentation“ den extremen „tractives“ (1. Beinpaar) und „pulsives“ (4. Beinpaar) gegenübergestellt.

2) Ich fasse hier „Drehung um die Längsachse“ und Seitenbeugung (Drehung in toto) als Drehung zusammen.

bezeichne. Die Spurweite ist für jedes Beinpaar eine andere und verändert sich auch bei dem gleichen Paar, allerdings nur in geringen Grenzen, mit der Laufgeschwindigkeit. Sie ist am kleinsten bei den am nächsten der Körperlängsachse arbeitenden Beinpaaren, also dem 1. und 4. Trotzdem ist sie bei diesen meist erheblich größer als die Entfernung zwischen den basalen Teilen der Beine, also den Hüften. Als durchschnittliche Spurweite des 1. Beinpaares maß ich z. B. bei *Tarentula aculeata* ♀ 6,0 und bei *Aranea diadema* ♀ 13,8, während der Abstand der 1. Cx (außen gemessen) nur 3,7 bzw. 5,5 betrug. Das 1. Bein steht also schräg zur Lokomotionsrichtung. Es wird nicht nur gebeugt, sondern auch schwach seitlich gedreht: denn mit einer bloßen Beugung z. B. des rechten 1. Beines würde der Körper von der mittleren Laufachse nach rechts herübergezogen werden. Das müßte sich auf das nach dem Diagonalrhythmus gleichzeitig removierte linke 2. Bein umgekehrt auswirken. Die Folge wäre ein dauerndes Hin- und Herpendeln des Körpers. Das trifft aber bis auf ganz minimale Seitenschwankungen nicht zu. Wie gering diese sind, bewiesen Spinnen, die ihr Abdomen beim Laufen am Boden schleiften (s. S. 441), wenn ich sie über berußte Platten laufen ließ. Außerdem zeigt jede Beobachtung, daß der Körper beim Lauf fast gar nicht in seitlicher Richtung bewegt wird. Das ist eine Folge des Diagonalrhythmus; nach ihm wirken den 2 removierten Beinen einer Seite immer 2 auf der anderen entgegen und heben deren Zug- bzw. Druckwirkung in seitlicher Richtung auf.

Da sich die Körperlängsachse also mit der Laufachse ungefähr deckt und der Auftrittspunkt eines Beines, der natürlich am pro- und removierten Bein der gleiche ist, auch seinen Abstand von der Achse nicht ändert, so muß jedes Bein eine Drehung ausführen, wenn nicht seine Spurweite so klein ist wie der ungefähre Abstand seiner Hüften. In fast allen Fällen muß also auch das 1. und 4. Bein gedreht werden, obwohl bei ihnen aus morphologischen Gründen, auf die ich bei Besprechung der einzelnen Beine näher eingehen werde, oft der Betrag der Drehung noch verringert wird.

Es ist schon aus der gleichmäßigen Anordnung der Muskulatur in den proximalen Beingliedern (s. Gaubert, 1892) anzunehmen, daß diese Drehung beim Lauf auch beim 1. und 4. Beinpaar aktiv ist. Beim 2. und 3., die hauptsächlich damit arbeiten, ist sie es ohne Frage, wenn man ihnen nicht jede aktive lokomotorische Bedeutung abstreitet und ihnen im Sinne Demoors (1890) nur eine stützende Funktion zuschreibt, wogegen allein schon ihre große aktive Leistung z. B.

beim Sprung und Wasserlaufen spricht. Es deuten keine morphologischen Gründe auf ein anderes Verhalten des 1. und letzten Beinpaares hin. Ein Ziehen durch Beugung bzw. Schieben durch Streckung unter passiver seitlicher Drehung würde eine Kraftvergeudung darstellen.

Die Stärke der Drehung ist bei geringer Laufgeschwindigkeit meßbar. Beim Lauf in langsamer bis normaler Geschwindigkeit ist die Schrittlänge gleich dem aktiven Vorschub, den die Beine bei einmaliger Remotion leisten. In dem Augenblick äußerster Remotion von 4 nach dem Diagonalschema korrespondierenden Beinen erfolgt das Auftreten der dann ganz promovierten 4 anderen (s. auch S. 435). Die aufeinanderfolgenden Auftrittspunkte eines Beines sind daher um die doppelte Schrittlänge voneinander entfernt. Für nicht zu schnellen Lauf läßt sich die Drehung also aus Spurweite, Schrittlänge und Abstand der Hüften für jedes Bein bestimmen. Aus den Spuren auf berußtem Substrat ergab sich z. B. für eine *Tarentula barbipes* ♀ (K. L. 9,6) bei 5,5 cm/sec Geschwindigkeit folgende Spurweite: 1. 6,8; 2. 13,5; 3. 17,4; 4. 14,0. Der Abstand zwischen den aufeinanderfolgenden Spuren eines Beines betrug 14,4, die Schrittlänge also 7,2. Dieses Beispiel zeigt Abb. 1, wo für jedes Bein der Aktionsbereich beim Lauf in der genannten Geschwindigkeit dargestellt ist. Den Winkel, der die Stärke der Drehung angibt, nenne ich „Aktionswinkel". Es sei aber schon hier gesagt, daß der Aktionswinkel nicht identisch ist mit dem Winkel, um den sich das Fe bei der Aktion des Beines seitlich bewegt, sondern größer, nämlich durch die „Drehung um die Längsachse", auf die ich anschließend zu sprechen komme.

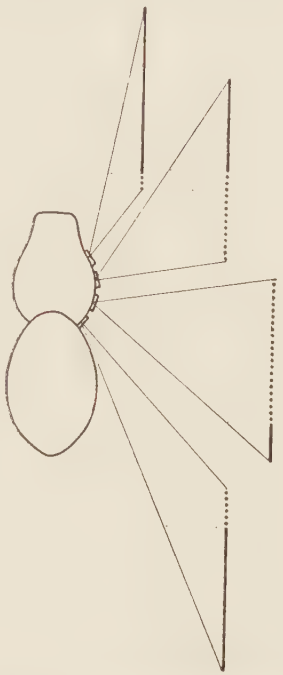

Abb. 1. Aktionswinkel und Aktionsbereich der Beine (rechts) bei einer langsam laufenden *Tarentula barbipes*. Für jedes Bein ist der auf Drehung beruhende Teil des Vorschubs punktiert gezeichnet (vgl. Text).

Abb. 1 zeigt ferner am Beispiel der *Tarentula barbipes*, in welcher Weise bei den verschiedenen Beinen Beugung (bzw. Streckung) und

Drehung zusammenarbeiten. Am größten ist die Drehung bei lateraler, am größten die Beugung (bzw. Streckung) bei longitudinaler Beinhaltung.

Nach den eingehenden Untersuchungen von Gaubert (1892) und Kästner (1924) über den Bau und die Funktion der Beingelenke kann eine Drehung in seitlicher Richtung nur in 3 Gelenken stattfinden (die Gelenke werden nach dem proximal dazu gelegenen Glied benannt): 1. im Rumpfgelenk, 2. im Hüftgelenk, 3. im Patellagelenk. Von diesen gestattet das letzte eine schwache Beugung des von der Pt distal gelegenen Beinteiles besonders nach hinten, nach meinen Beobachtungen nicht mehr als maximal ca. 20° von der geraden Richtung abweichend. Mit Ausnahme des Pt-Gelenks erfolgt bei allen anderen vom Tr- bis zum Mt-Gelenk nur eine Bewegung in vertikaler Richtung. Wenn man von der schwachen Beugung im Pt-Gelenk absieht, die auch nur beim 2. Beinpaar eine Rolle spielt (s. S. 400), liegen mithin alle Beinglieder außer der Hüfte in allen Beugungs- und Bewegungsphasen in einer Ebene, der Beinebene. Verändert diese ihren Winkel zur Medianebene des Körpers, so bedeutet dies eine Beugung in seitlicher Richtung („Drehung des Beines in toto" Kästner), verändert sie den Winkel zum Substrat, eine Drehung des Beines um die Längsachse [1]).

Es war nun zu untersuchen, welche Funktion bei der Drehung die beiden allein dafür in Frage kommenden Gelenke, das Rumpf- und das Hüftgelenk, haben und wie die „Drehung um die Längsachse" zustandekommt.

Das Hüftgelenk.

Bei Untersuchung des Hüftgelenks, zu der ich Spinnen verschiedenster Familien (besonders *Tegenaria*, *Aranea*, *Heteropoda*, *Atypus*) heranzog, bin ich zu einem anderen Ergebnis als Gaubert (1892) und Kästner (1924) gekommen, die es als ein monokondylisches Gelenk ansprechen.

Zur Morphologie des Gelenkes (Abb. 2):

Durch die Stärke seiner Chitinisierung ist das Hüftgelenk das auffälligste aller Beingelenke. Der Gelenkteil der Cx tritt äußerlich weniger hervor. An der Vorderseite der Hüfte verläuft eine Längsrinne s.c. (sulcus coxalis nach Simon, 1892), die sich zum distalen Ende des Gliedes hin vertieft. Sie ist bei *Aranea* und *Argiope* sehr wenig ausgebildet, während sie z. B. bei *Atypus* sehr tief in das Glied

1) Vgl. S. 381, Anm. 2.

einschneidet. An ihrem Grunde liegt äußerlich als dunkler Längsstreifen erkennbar der Coxalstab, besser „Coxalplatte". Es ist eine sich durch die ganze Länge der Cx erstreckende Chitinplatte, die senkrecht zur Vorderwand des Gliedes stehend weit in die Hüftmuskulatur hineinragt. Ihre Lage am Grunde des sulcus coxalis erklärt ihre Entstehung aus der Vorderwand der Hüfte. Die Platte ist proximal sehr schmal, verbreitert sich aber zum distalen Ende hin, am Schluß ziemlich schnell. Bei *Tegenaria* betrug ihre größte Breite ungefähr ein Drittel vom Horizontaldurchmesser des Hüftendes.

Bei Ansicht vom Tr her (Abb. 2c) erscheint das innere Ende der Coxalplatte kugelig und schwach verdickt; offenbar auf Grund dieser

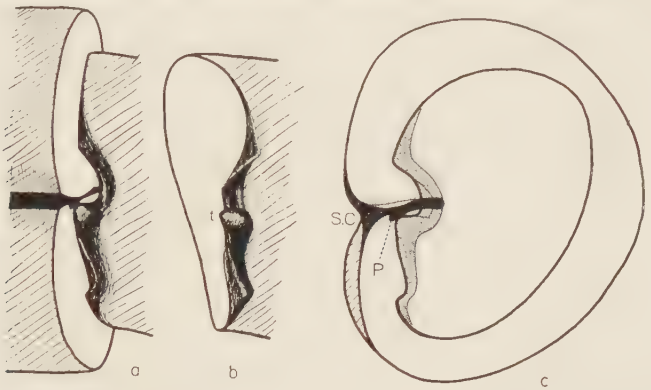

Abb. 2. Das Hüftgelenk (*Tegenaria*). a Ansicht von vorn; links das distale Hüftende, rechts das proximale Trochanterende. b der vordere proximale Trochanterrand, schräg von der Körperseite gesehen. c das Gelenk, in der Längsrichtung der Hüfte gesehen.

Tatsache glaubten Gaubert und Kästner, es handele sich um einen Condylus, den Gelenkkopf ihres monokondylischen Gelenkes. Betrachtet man dagegen die isolierte Platte, die sich leicht aus der Muskulatur herauspräparieren läßt, von der Fläche her (Abb. 5), so erkennt man nach Befreiung ihres Endes von den dort ziemlich fest anhaftenden Gewebeteilen, daß ihr Endteil keineswegs die Form eines Condylus hat, sondern eine schwache von zwei mehr oder weniger deutlichen Höckern abgeschlossene Höhlung (s) zeigt. Weiter nach außen, d. h. dem Vorderrand der Cx zu, liegt apikal, aber noch mehr auf der morphologischen Unterseite der Platte, ein Fortsatz (p),[1])

1) Da Kästner (1924) von einer Verlängerung des Coxalstabes, womit er den Umriß der Coxalplatte beschreibt, über den „Gelenkkopf" hinaus bei manchen Spinnen spricht, glaubte ich zunächst, daß er diesen Fortsatz für den Condylus hielte. Doch weist er in seiner fig. 2c bei *Tegenaria* direkt auf das Ende als Gelenkkopf hin.

der bei *Heteropoda* besonders deutlich, bei *Aranea* und *Argiope* dem Vorderrand stark genähert und nur sehr schwach ausgebildet ist (Abb. 5).

Der Gelenkteil des Tr wird von dem proximalen Vorderrand des Gliedes gebildet, der unter starker Chitinisierung eine von Kästner näher beschriebene Umkrempelung zeigt. Ungefähr in seiner Mitte liegt dem Ende der Coxalplatte gegenüber eine starke Aushöhlung, die nicht nur bei Ansicht von vorn, sondern durch die Aufbiegung des Randes auch in Längsrichtung des Gliedes, dann sogar besonders deutlich, sichtbar ist (Abb. 2 c). Sie ist unten von einem abgerundeten starken Höcker (t) begrenzt, während oben der Abschluß weniger scharf erfolgt. Bei Ansicht von schräg vorn (Abb. 2 b) sieht man, daß der untere Höcker (t) gegenüber dem oberen deutlich mehr der Hüfte zuneigt und genähert ist. Die Aushöhlung in Tr-Rand, die Gaubert u. Kästner für die mit dem Ende der Coxalplatte artikulierende Gelenkpfanne hielten, zeigt im Schnitt (Abb. 3) zwei wulstartige Chitinverdickungen und damit eine Form, die nicht der einer Gelenkhöhlung entspricht.

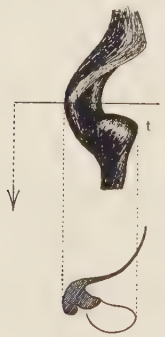

Abb. 3. Der Gelenkteil des Trochanter (*Tegenaria*). Ansicht von der Hüfte her und im Schnitt (in der Richtung des Pfeiles gesehen).

Funktion des Gelenkes.

Gegen ein monokondylisches Gelenk (in diesem Sinne erklärt es auch Simon 1892) spricht außer den genannten morphologischen Gründen noch folgendes:

1. Beim Abtrennen des Tr von der Cx bleibt an dieser bis auf einen kleinen frontalen Teil die Ansatzstelle des Tr als stärker chitinisierter Umriß deutlich erkennbar. Wenn ich jetzt die Aufsicht auf das distale Cx-Ende abzeichnete und darauf die Aufsicht auf das proximale Tr-Ende (natürlich um 180° gedreht) projizierte, dann zeigte es sich ausnahmslos, daß das Ende der Coxalplatte zu weit innen lag, um als Condylus in die Höhlung des Tr eingreifen zu können (Abb. 2 c).

2. Längsschnitte, die durch das zusammenhängende Gelenk parallel zur Coxalplatte bei *Tegenaria*, *Aranea*, *Heteropoda* und *Dolomedes* ausgeführt wurden, brachten das gleiche Ergebnis.

Über die Funktion des Hüftgelenks, zu deren Feststellung ich auch lebende Spinnen mit der Lupe untersuchte, gibt am besten die

Abb. 4 Aufschluß. Es wirken zwei senkrecht zueinander stehende Chitinleisten gegeneinander, die beide eine Höhlung tragen: die Coxalplatte und der vordere Tr-Rand. Der eigentliche Drehpunkt des Gelenkes liegt dort, wo die Gelenkfläche des Coxalplattenendes mit dem hinteren Chitinwulst der Tr-Höhlung artikuliert. Seinem ganzen Bau nach muß man also das Hüftgelenk als eine Art Sattelgelenk bezeichnen.

Die Komplikation liegt in dem unteren Tr-Höcker t und dem Coxalplattenfortsatz p. Daß beide miteinander artikulieren, erkennt man bei Ansicht des Gelenkes von vorn (Abb. 2a). Die normale Haltung des Tr ist gegenüber der Hüfte eine schwach nach vorn gebeugte, was sich aus der durch die Aufbiegung des vorderen Tr-Randes begründeten Abschrägung des proximalen Tr-Endes erklärt. In dieser Stellung liegt der Höcker t außen an dem Fortsatz p. Wie sich aus der dem Vorderrande der Cx mehr als dem Hinterrande genäherten Lage des Gelenkdrehpunktes und aus der sich auch auf den aufgebogenen Rand des Tr erstreckenden stark chitinisierten Aushöhlung ergibt, ist die Hauptbeugungsrichtung die nach vorn. Dabei gleitet der Höcker t an dem Fortsatz p entlang und greift dann unter das Ende der Coxalplatte (Abb. 4a). Bei starker Vorbeugung des Tr kommt außerdem der vordere Wulst der Tr-Höhlung mit dem präapikal gelegenen Teil der Coxalplatte in Berührung. Es ist klar, daß eine Verlängerung des inneren Coxalplattenendes in Verbindung mit einer stärkeren Aushöhlung des davor gelegenen Teiles (Abb. 5c), wie ich es bei *Heteropoda*, *Xysticus* und *Philodromus* feststellte, die Flexibilität des Gelenkes nach vorn erhöhen muß [1]).

Abb. 4. Die Bewegung des Hüftgelenks (vgl. Text). Links das Ende der Coxalplatte, rechts (dunkel) die damit artikulierenden Chitinwülste der Trochanterhöhlung (im Schnitt); schwach angedeutet der Trochanterhöcker t und der Coxalplattenfortsatz p (vgl. Abb. 2, 3 u. 5). a Trochanter vorgebeugt. b Trochanter zurückgebeugt.

Eine Beugung des Tr nach hinten ist nur beschränkt möglich. Dabei berühren sich Coxalplattenfortsatz p und Tr-Höcker t nicht mehr (Abb. 4b).

1) Auf die Bedeutung dieser Tatsache bei Laterigraden komme ich an anderer Stelle zurück (S. 395).

Der Bau des Gelenkes läßt natürlich auch eine Bewegung des Tr in vertikaler Richtung (Heben und Senken) zu.

Eine Drehung des Tr um die Längsachse ist nicht möglich. Auch sonst ist die Flexionsfähigkeit fast allein auf die in horizontaler und vertikaler Richtung beschränkt, was mit der Muskulatur (Gaubert, 1892) übereinstimmt und auch gegen ein monokondylisches Gelenk spricht.

In welcher Weise ist das Gelenk der Beanspruchung angepaßt? Die Coxalplatte, deren Entstehung allein schon auf die große Bedeutung des Hüftgelenks hinweist, zeigt in der besonders starken Chitinisierung ihres distalen Endes und eines von dort am Innenrande zum proximalen Ende entlanglaufenden Streifens, zu dem oft noch einer nahe dem Außenrande kommt, eine hervorragende Anpassung an die mechanische Beanspruchung. Die oft enorme Chitinisierung des unteren Tr-Höckers und des äußeren (im Gegensatz zur schwächeren Chitinisierung des inneren) Chitinwulstes der Höhlung erklärt sich daraus, daß ein vom Drehpunkt weiter entfernter Gelenkteil stärker mechanisch beansprucht wird als ein ihm genäherter. Beim Tr wird außerdem die Stabilität der unmittelbar beanspruchten Teile durch eine sich auf fast den ganzen vorderen Proximalrand des Gliedes erstreckende stärkere Chitinisierung (Abb. 2) erhöht.

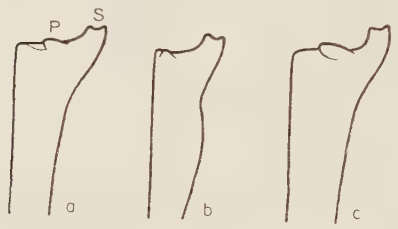

Abb. 5. Verschiedene Formen der Coxalplatte (Ventralseite). a *Tegenaria atrica* C. L. Koch. b *Aranea angulata* Cl. c *Heteropoda* spec.

Von Abweichungen im Bau des Hüftgelenks — bei den vier Beinpaaren sind keine Unterschiede vorhanden —, das sich im Prinzip bei allen von mir untersuchten Arten als gleich erwies, seien außer den schon von Kästner erwähnten Unterschieden in der Tiefe der Tr-Höhlung auch Verschiedenheiten in der Breite der Coxalplatte erwähnt; bei *Aranea*, *Argiope* und *Atypus* ist sie am Ende relativ schmaler als z. B. bei *Tarentula*, *Tegenaria* oder *Heteropoda* (Abb. 5). Im Zusammenhang damit stehen Unterschiede am Gelenk in der Entfernung des vorderen Tr-Randes vom Vorderrand der Hüfte. Die schwache Ausbildung des unteren Tr-Höckers und des Coxalplattenfortsatzes läßt bei manchen Spinnen (*Atypus*, *Aranea*) auch auf eine entsprechend geringere Funktion dieser Gelenkteile schließen.

Das Rumpfgelenk.

Da den beiden anderen in seitlicher Richtung arbeitenden Gelenken, dem Pt- und Cx-Gelenk, keine „Drehung um die Längsachse" möglich ist, bleibt als einziges dafür das Rumpfgelenk, das nur durch die Art des Ansetzens der Cx am Rumpf dazu befähigt ist.

Die Gelenkfläche der Cx steht schräg zur Längsrichtung des Gliedes. Sie ist häutig mit dem Ceph verbunden; nur im ventralen Teil ist eine echte Gelenkung durch Ausbildung eines Vorsprungs am Sternum und einer Pfanne an der Cx vorhanden, die nach KÄSTNER (1924) am stärksten bei Dysderiden hervortritt, bei anderen Familien aber eine sehr verschieden deutliche Ausbildung zeigt. Die Bewegung der Hüfte kann, wie schon die ungefähr rechteckige Form ihrer Gelenkfläche vermuten läßt, in zwei Richtungen erfolgen: 1. in vertikaler (Heben und Senken), 2. in lateraler (Drehung). Von ihnen interessiert hier nur die letztere.

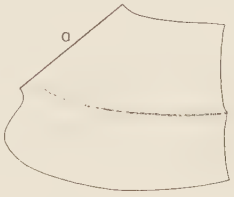

Abb. 6. Ansicht einer linken Hüfte von vorn. a Lage der Achse bei seitlicher Bewegung (Drehung) der Hüfte.

Obgleich eine echte Gelenkverbindung wenigstens im dorsalen Teil fehlt, erfolgt die Seitenbewegung der Hüfte durch die Form ihrer Ansatzfläche am Ceph wie in einem Scharniergelenk. Die Drehungsachse liegt dabei median in der Gelenkfläche der Cx und damit wie diese schräg zur Längsrichtung des Gliedes (Abb. 6). Aus dieser Lage der Achse ergibt sich, daß eine Seitenbewegung der Cx im Rumpfgelenk zwangsläufig mit einer „Drehung um die Längsachse" [1]), d. h. einer Drehung der Beinebene gegen das Substrat, verbunden ist. Das wird klar, wenn man die Achse in ihre beiden Komponenten aufteilt: 1. eine senkrechte (Achse reiner Seitenbeugung), 2. eine waagerechte (Achse reiner Drehung um die Längsachse). Beide Komponenten halten sich ungefähr das Gleichgewicht, da die Lage der Achse meist ca. 45° zur Längsachse der Cx beträgt. Da Unterschiede im Bau des Gelenkes, Lage der Gelenkfläche und in der Muskulatur (GAUBERT, 1892 [2]) bei den 4 Beinpaaren nicht

1) Obgleich die Drehungsachse des Hüftgelenkes nicht mit der Längsachse des Beines zusammenfällt oder parallel läuft, übernehme ich von KÄSTNER die Bezeichnung „Drehung um die Längsachse", weil sie diese Art der Beinfunktion am besten charakterisiert.

2) Nach GAUBERT sind für die Seitenbewegung der Cx 2 Muskeln vorhanden, die vom unteren bzw. lateralen Gelenkrand der Cx zur Seitenwand des Ceph verlaufen. Sie liegen schräg im Ceph und damit ungefähr senkrecht zur Drehungsachse.

vorhanden sind, so gilt das oben Gesagte für alle Beine. „Drehung um die Längsachse" ist auch beim Lauf keine spezielle Funktion des 3. Beines, sondern tritt auch bei den anderen in dem Maße auf, wie die Cx im Rumpfgelenk in lateraler Richtung bewegt wird. Bei sehr kleinem Aktionswinkel, der außerdem noch von dem nur durch Seitenbeugung arbeitenden Cx- und Pt-Gelenk versorgt wird, kann die Funktion des Rumpfgelenks und damit die „Drehung um die Längsachse" verschwindend klein sein. Beim 2. Beinpaar dagegen habe ich sie meist sehr deutlich konstatiert.

In welcher Weise wirkt sich die Drehung um die Längsachse aus? Dadurch, daß das am meisten basal gelegene Beinglied unter gleichzeitiger seitlicher Beugung auch um die Längsachse gedreht wird, macht das ganze übrige Bein, das durch das Fehlen von lateraler Beweglichkeit in den meisten anderen Gelenken (außer Cx- und Pt-Gelenk) sich dabei starr in der Beinebene hält, diese Bewegung mit. Dies bedeutet, wenn man völlig vom Cx- und Pt-Gelenk absieht, daß sich das ganze Bein gleichsinnig mit der Hüfte bewegt. Die Beinebene wird in toto (Kästner) nach vorn oder hinten gebeugt unter gleichzeitiger Änderung ihres Winkels mit dem Substrat („Drehung um die Längsachse"). Das lokomotorisch angreifende Ende des Beines kann dadurch weiter pro- bzw. removiert werden (Abb. 13); der Aktionsbereich wird also stark vergrößert, eine Tatsache, die für das Einhalten einer großen Schrittlänge auch bei den mehr seitlich gehaltenen Beinen und damit für die Schnelligkeit der Lokomotion überhaupt von größter Bedeutung ist. In gleicher Weise, nur allein durch seitliche Beugung ohne Änderung der Stellung der Beinebene, wirkt sich die Seitenbewegung des Cx- und Pt-Gelenkes aus, von denen ersteres hauptsächlich den Aktionsbereich nach vorn, letzteres den nach hinten erweitert.

b) Beugung und Streckung.

Mit Ausnahme des Pt-Gelenks lassen alle Beingelenke eine Bewegung in vertikaler Richtung zu, aber in verschieden großem Maße. Die wichtigsten sind das Tr-, Fe- und Ti-Gelenk; es sind dikondylische Gelenke mit lateralen Condyli, also mit horizontaler Drehungsachse. Der Ta ist im Mt-Gelenk nur passiv beweglich. Über den Bau dieser Gelenke ist den Untersuchungen von Gaubert (1892) und Kästner (1924) nichts hinzuzufügen.

Um die Funktion der einzelnen Gelenke beim Lokomotionsvorgang festzustellen, habe ich für eine große Anzahl von Arten die

Winkel zwischen den Beingliedern jedes Beinpaares in pro- und removierter Stellung beim Lauf zu bestimmen versucht, wie es KÄSTNER bereits für die Kreuzspinne durchführte. Da sich die Größe der Winkel am lebenden Tier nicht exakt messen läßt — das wäre allein auf photographischem Wege und auch dann nur bei genau senkrechter Aufsicht auf die Beinebene möglich —, habe ich mich bemüht, sie unter möglichst großer Einschränkung der Fehlergrenzen zu schätzen[1]). Das war für sehr kleine und schnell laufende Arten natürlich unmöglich. Die meisten Spinnen laufen aber, wenn sie nicht beunruhigt sind, mit einer gleichmäßigen und relativ geringen Geschwindigkeit, bei der ein Erkennen und Abschätzen der Winkel noch durchaus möglich ist. Bei sehr langsamem Lauf andererseits ist der Gebrauch besonders der vorderen Beine oft so abweichend, daß über die wirkliche Funktion ihrer Gelenke ein falsches Bild entsteht. Es kam daher für meine Zwecke nur eine mittlere Geschwindigkeit in Betracht, in der der Lauf normalerweise vor sich geht. Alle von mir im folgenden angeführten Werte gelten für eine solche ungefähr normale Laufgeschwindigkeit. Bei größerer Schnelligkeit steigert sich die Beugung der Gelenke.

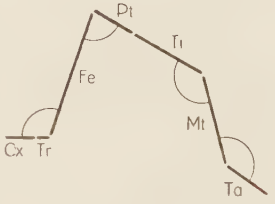

Abb. 7.

In der Bezeichnung der Winkel folge ich KÄSTNER (1924). Alle für die Winkel zwischen Fe und Pt und zwischen Ti und Mt angeführten Zahlen gelten als ventral, zwischen Cx und Fe[2]) und zwischen Mt und Ta als dorsal gemessen (Abb. 7).

Beim normalen Lauf wird die Flexionsfähigkeit der Gelenke nicht voll ausgenutzt. Sie zeigt sich aber in einer Reihe von Stellungen, die Spinnen in der Ruhe einnehmen können. Im Schlupfwinkel ziehen viele Arten ihre Beine sehr stark an (s. Tab. 1).

Noch stärker ist die Beugung der Beine, wenn Spinnen sich „totstellen". Netzspinnen, besonders Theridiiden, lassen sich bei irgendwelchen Störungen oft mit dicht an den Körper angelegten Beinen aus dem Netz herausfallen.

1) Ich schätzte durch Vergleich mit einer Vorlage, auf der ich eine Reihe der in Frage kommenden Winkel von genau bestimmter Größe in einer ungefähr der am Bein entsprechenden Lage aufgezeichnet hatte. Bei jedem Tier wurden für alle Beinpaare die Schätzungen unabhängig im ganzen noch mindestens einmal wiederholt und dabei auftretende größere Unstimmigkeiten erneut kontrolliert.

2) Da die genaue Stellung der Hüfte meist nicht zu erkennen ist, wurde ihre Lage immer als waagerecht angenommen. Es kam mir bei diesem Winkel hauptsächlich auf die Bestimmung der Stellung des Fe zum Körper an.

Tabelle 1. Anwinkelung des 1. Beines beim Lauf und in Ruhestellung.

	1. Bein	Winkel		
		Cx-Fe	Fe-Pt	Ti-Mt
		Grad	Grad	Grad
Aranea sexpunctata ♀	in Remotion (Lauf)	85	70	150
	im Schlupfwinkel	60	15	90
Harpactes rubicundus ♀	in Remotion (Lauf)	100	90	150
	im Schlupfwinkel	55	50	95

Extrem im entgegengesetzten Sinne ist die Streckstellung, die besonders für *Tetragnatha* und *Tibellus* bekannt ist (z. B. Dahl, 1913) die ich aber auch bei *Marpissa radiata* Grube, *Pisaura listeri* Scop. und *Drassodes cognatus* Walck. in ausgeprägtester Form beobachtete. Dabei wird das 1. und 2. Beinpaar gerade nach vorn, das 4. gerade nach hinten gestreckt, nur das 3. meist eng angewinkelt; bei *Drassodes cognatus* wurde auch das 3. Paar gerade nach hinten gestreckt. *Philodromus* und *Micrommata* haben eine Flachstreckhaltung mit lateral ausgebreiteten Beinen. Sie können aber an längsgestrecktem Substrat (Gras, dünne Zweige u. a.) auch eine Längsstreckstellung einnehmen.

c) Funktion der Beine und Gelenke beim Lauf[1]).

Die Bewegung der Beine beim Lauf, die sich aus der lokomotorisch wirksamen Remotion („Stemmphase" nach Holst) und der ohne Substratberührung erfolgenden Promotion („Schwingphase") zusammensetzt, ist eine Kombination von Drehung, Beugung und Streckung. Es wird zwar ein gewisses Schema in dem quantitativen Gebrauch dieser Aktionsarten eingehalten, aber es ist nicht soweit zu einer funktionellen Differenzierung der einzelnen Beinpaare gekommen, daß z. B. das 1. nur durch Beugung oder das 3. nur durch Drehung removiert würde. Alle Beine sind durch den gleichen Bau ihrer Gelenke zu ähnlichen Bewegungen fähig; das zeigt z. B. ihr Gebrauch beim Seitwärts- oder Rückwärtslauf (S. 443 ff.). Nur die Vorteile, die eine verschiedene Aktionsrichtung der Beine und als Folge davon die verschiedene Anwendung von Drehung, Beugung und Streckung besonders für die Schrittlänge und Laufgeschwindigkeit bieten, haben zu einem unter gleichmäßigen Bedingungen starr erscheinenden Schema geführt, das aber seine Plastizität sofort bei veränderten Anforderungen deutlich werden läßt.

1) Über das Mt-Gelenk s. S. 411 ff.

1. Beinpaar.

Der häufige Gebrauch des 1. Beinpaares in anderem als dem lokomotorischen Sinne, meist als „Taster", erklärt sich aus der 8-Zahl der Beine (Dahl 1913), zeigt sich aber nach meinen Beobachtungen nur beim langsamen Lauf. So kann man bei sehr vielen Arten feststellen, daß das 1. Beinpaar „mehr zur Erkundung der Umgebung als zur Fortbewegung verwendet wird" (Blumenthal, 1935). Es fügt sich auch im Bewegungsrhythmus nicht streng in das Schema ein. Diese Unregelmäßigkeit verschwindet aber, sobald der Lauf schneller wird. Das 1. Beinpaar arbeitet dann wie die anderen völlig im Sinne des Diagonalrhythmus und dient unter Zurückstellung der sekundären Funktion ausschließlich der Lokomotion.

Das 1. Fe zeigt bei Jagdspinnen (außer Thomisiden), aber auch bei Ageleniden und Amaurobiiden, eine gebogene Form, konkav nach der Körperseite hin (vgl. S. 462). Daraus ergibt sich folgendes: Während die Cx in ihrer Längsrichtung in einem Winkel von ungefähr 45° zur Körperachse steht, verläuft der distale Beinteil vom Schenkelende an mehr parallel dazu (Abb. 8), d. h. Fe- und Ti-Gelenk können in stärkerem Maße zur Aktion kommen als bei einer schräg zur Längsachse gerichteten Lage, wo die Bedeutung dieser nur in vertikaler Ebene beweglichen Gelenke durch Drehung geringer würde. Bei Remotion findet außerdem ein Heben des Fe und der Cx im Tr- bzw. Rumpfgelenk statt. Die Seitenbewegung des 1. Beines, die entsprechend dem kleinen Aktionswinkel gering ist und durch die Krümmung des Fe noch an Bedeutung verliert, verteilt sich auf seitliche Beugung des Tr im Hüftgelenk und Drehung der Hüfte im Rumpfgelenk. (Das Pt-Gelenk spielt hierbei wegen der Haltung des distalen Beinteiles überhaupt keine Rolle). Da von beiden die erste den größeren Anteil an der Drehung hat, so kann die Bewegung im Rumpfgelenk kaum noch als „Drehung um die Längsachse" in Erscheinung treten. Immerhin ließ sie sich bei einigen Spinnen (*Zilla litterata* Oliv., *Steatoda bipunctata* L.), die mit dem 1. Beinpaar relativ breit auftraten und nicht die Fe-Krümmung zeigten, sicher feststellen. Deutlich wird die

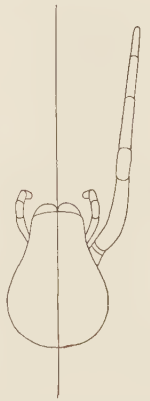

Abb. 8. *Tarentula*. 1. Bein rechts in Laufhaltung.

Drehung der Beinebene aber dann, wenn das 1. Beinpaar als „Taster“ noch weiter seitlich gebraucht wird und damit das Rumpfgelenk stärker zur Aktion kommt (besonders bei Clubioniden und manchen Netzspinnen, z. B. Theridiiden).

Bei Drassiden (bes. *Zelotes*) ist das 1. Fe nur wenig gebogen, aber durch seine Stellung zum Tr (Abb. 9) die Möglichkeit geschaffen, noch näher der Körperachse mit dem 1. Beinpaar aufzutreten. Die Spurweite 1 betrug z. B. bei einem *Zelotes subterraneus* ♀ 1,9 bei einem Abstand der 1. Hüften von über 2.

Bei Thomisiden, die als Anstandsjäger unter den Jagdspinnen weniger den Lauf gebrauchen, ist die Krümmung des Fe der seitlichen Beinhaltung entsprechend nicht vorhanden. Die normale Haltung des 1. und 2. Beinpaares ist eine schräg-flache. Beim schnellen Vorwärtslauf nehmen die Beine aber eine steilere Stellung ein, was Kästner (1923, 1924) bereits richtig bei *Diaea dorsata* F. beobachtete und nach meinen Feststellungen auch für *Thanatus*, *Tibellus*, *Xysticus*, *Philodromus*, *Thomisus*, *Pistius* und *Misumena* gilt. Diese Drehung der Beinebene von der nach vorn schrägen zur steileren Haltung müßte nach dem oben (s. Rumpfgelenk) von mir Gesagten mit einer Rückbeugung der Cx verbunden sein; eine solche ist aber nicht festzustellen. Die Erklärung liegt darin, daß diese „Drehung um die Längsachse“ gar nicht im Rumpfgelenk, sondern als ganz normale Beugung (lateral) im Hüftgelenk erfolgt.

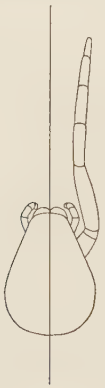

Abb. 9. *Zelotes*. 1. Bein rechts in Laufhaltung.

Die normale seitliche Schräghaltung der vorderen Beinpaare bei Thomisiden ist nicht durch Drehung der hier nur wenig beweglichen Cx bedingt, sondern in der Hauptsache rein morphologisch begründet. Sie erstreckt sich nicht auf das ganze Bein; Cx und Tr haben eine für Spinnen normale Stellung. Der Grund liegt allein in der veränderten Lage der Beugungsachse des Tr-Gelenks. Während diese sonst ungefähr senkrecht zur Achse (seitlicher Beugung) des Hüftgelenks steht (Abb. 10a), liegt bei Thomisiden (bei Ansicht von vorn) der hintere Condylus des Tr-Gelenks deutlich weiter ventral als der vordere. Dadurch erhält die Achse eine mehr nach hinten geneigte Lage (Abb. 10b), d. h. die Beinebene erfährt vom Fe incl. an gerechnet

eine Schrägstellung. In dieser Ebene erfolgt auch die Beugung des Fe- und Ti-Gelenks. Die Schräglage wird noch erhöht dadurch, daß sich die Hüften durch eine vorgebeugte Haltung, also durch echte „Drehung um die Längsachse" im Rumpfgelenk, in schiefer Stellung zum Ceph. befinden.

Für den Lauf ist die Schräghaltung ungünstig (s. Auftreten). Bei größerer Laufgeschwindigkeit werden daher die vorderen Beine aus der seitlichen in eine steilere mehr nach vorn gerichtete Haltung gebracht und zwar nicht durch Bewegung der Cx, die dazu remo-

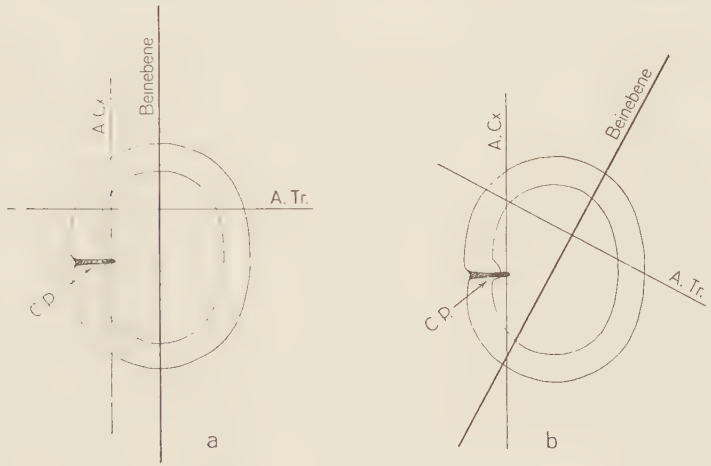

Abb. 10. Stellung der Beinebene, normal (a) und bei Thomisiden (b). A.Cx Achse seitlicher Bewegung im Hüftgelenk. A.Tr Achse des Trochantergelenks. C.P Coxalplatte.

viert werden müßte, sondern durch Vorbeugung des Tr im Hüftgelenk. Da die Drehungsachse dieses Gelenkes durch die schiefe Stellung der vorgebeugten Cx schräg liegt, so dreht sich dabei das Bein vom Tr an aus der seitlichen schrägen in eine nach vorn gerichtete steile Haltung. Der Unterschied gegenüber anderen Spinnen besteht also hauptsächlich in der großen Beweglichkeit des Tr im Hüftgelenk. Als wichtigster Faktor ist dabei die Form des Coxalplattenendes anzusehen (Abb. 5 c), die nach dem oben (s. Hüftgelenk) von mir Gesagten bei Laterigraden eine weit größere Beugung des Tr in lateraler Richtung zulassen muß als z. B. bei *Tegenaria* oder *Aranea*.

Tabelle 2. Beugung des 1. Beines.

	Winkel am promovierten Bein [1]			Winkel am removierten Bein [1]		
	Cx-Fe Grad	Fe-Pt Grad	Ti-Mt Grad	Cx-Fe Grad	Fe-Pt Grad	Ti-Mt Grad
Atypus affinis ♂	170	150	175	120	70	130
Atypus affinis ♀	165	140	170	140	70	150
Drassodes cognatus ♀	160	150	170	100	85	135
Drassodes signifer ♀	150	130	170	95	65	130
Scotophaeus scutulatus ♀	145	130	—	85	70	125
Zelotes subterraneus ♂	155	145	170	90	80	120
Thanatus sabulosus ♀	160	140	175	90	60	120
Xysticus lateralis ♀	140	120	175	100	80	150
Agroeca brunnea ♀	160	140	170	90	65	120
Chiracanthium erraticum ♀	150	140	150	105	95	130
Clubiona stagnatilis ♀	155	140	175	80	60	130
Aelurillus festivus ♀	155	110	175	120	40	150
Attulus cinereus ♀	130	90	170	100	55	140
Dendryphantes rudis ♀	120	100	175	90	60	150
Evarcha marcgravi ♂	135	120	170	90	60	130
Heliophanes cupreus ♀	180	140	175	140	70	150
Marpissa rumpfi ♂	130	110	165	95	55	120
Pellenes tripunctatus ♀	150	120	170	110	60	140
Harpactes rubicundus ♀	165	155	175	100	90	150
Segestria senoculata ♀	160	140	160	95	80	130
Pholcus opilionides ♂	140	130	170	110	90	140
Asagena phalerata ♀	160	140	170	110	70	130
Steatoda bipunctata ♀	160	145	170	100	80	140
Theridium tepidariorum ♀	135	130	160	100	90	130
Theridium redimitum ♀	135	130	150	100	80	120
Linyphia marginata ♀	140	130	160	90	80	110
Linyphia montana ♀	135	130	150	90	75	115
Hyptiotes paradoxus ♀	160	135	165	120	70	150
Ero tuberculata ♀	140	130	170	85	55	150
Aranea angulata ♀	140	130	—	80	60	140
Aranea reaumuri ♂	160	145	—	105	70	140
Meta merianae ♀	140	120	175	90	70	135
Zilla litterata ♀	165	140	—	90	65	130
Tetragnatha solandrii ♀	120	115	160	90	80	150
Amaurobius claustrarius ♀	170	150	170	95	65	120
Amaurobius fenestralis ♀	170	140	165	95	65	120
Argyroneta aquatica ♂	140	130	155	90	80	120
Coelotes terrestris ♀	155	130	170	100	55	120
Tegenaria atrica ♀	160	155	150	85	75	115
Eresus niger ♂	140	110	—	110	60	140
Eresus niger ♀	130	110	—	110	60	150
Oxyopes ramosus ♀	160	140	160	90	60	120
Dolomedes fimbriatus ♀	170	160	175	90	70	130
Pisaura listeri ♀	170	160	165	95	60	120
Lycosa agrestis ♀ [2]	180	170	170	120	60	120
Tarentula fabrilis ♂	165	145	170	100	60	120
Trochosa terricola ♀	165	140	160	110	55	125
Trochosa ruricola ♀ [2]	180	160	175	130	80	150

1) Nicht näher bezeichnete Winkel bedeuten 180°, d. h. das Bein ist in dem betreffenden Gelenk gestreckt.

2) Spinnen mit Eikokon.

Die Hauptfunktion tragen beim 1. Beinpaar die in vertikaler Richtung arbeitenden Gelenke. Die Größe ihrer Flexion beim Lauf zeigt Tab. 2, wo die geschätzten Winkel zwischen den Beingliedern für eine Reihe von Spinnen aus verschiedenen Familien zusammengestellt sind. Ohne daß aus solchen Ergebnissen weitgehende Schlüsse gezogen werden können, läßt sich doch daraus der Anteil der einzelnen Gelenke an der Beugung des Beines erkennen.

Im Rumpfgelenk ist die Drehung gering; dagegen spielt die Bewegung in vertikaler Richtung (Heben und Senken) eine gewisse Rolle. Bei Remotion ist die Beugung des Fe meist noch stärker als am 4. Beinpaar bei Promotion. Das Rumpfgelenk unterstützt dabei die Tätigkeit des Tr-Gelenks, am meisten jedoch bei Einnahme der Ruhestellung, wo das 1. Beinpaar oft eng eingewinkelt wird (z. B. bei Argiopiden, Theridiiden, Dysderiden u. a.). Bei *Harpactes rubicundus* ♀ betrug das Heben der 1. Cx bei Remotion während des Laufes ca. 10—15°, in Ruhestellung aber 20—25° gegenüber der Stellung am promovierten Bein. Die vertikale Bewegung im Rumpfgelenk tritt bei keinem der anderen Beinpaare so deutlich in Erscheinung. Diese Beweglichkeit dürfte mit der Tastfunktion des 1. Beinpaares in Zusammenhang stehen, wobei das Heben und Senken mit gestrecktem Bein (d. h. nur im Rumpf- und Cx-Gelenk) wegen der größeren Reichweite günstiger ist als bei Beteiligung des sonst zum Beinheben besonders benutzten Tr-Gelenks. Bei den anderen Beinpaaren ist bei geringerer Bedeutung der vertikalen Bewegung im Rumpfgelenk die Drehung der Hüfte stärker.

Auch das Hüftgelenk unterstützt durch seine Beweglichkeit in vertikaler Richtung das Tr-Gelenk. Seine Hauptbeugungsrichtung ist aber die nach vorn, wodurch es bei der Promotion des 1. Beines in Aktion tritt. Die schwache Drehung des 1. Beines beruht hauptsächlich auf einer Bewegung im Hüftgelenk.

Beim Anwinkeln des Fe während der Remotion des Beines hat das Tr-Gelenk den weit größten Anteil. Von den etwas über 50°, die ich als durchschnittliche Differenz zwischen Stellung in äußerster Promotion und Remotion aus den geschätzten Cx-Fe-Winkeln aller von mir untersuchten Spinnen bestimmte, dürften nach Abzug des auf Rumpf- und Cx-Gelenk entfallenden Teiles ungefähr 40° vom Tr-Gelenk allein geleistet werden. Die maximale Flexibilität ist viel größer. Das Fe kann ungefähr horizontal vorgestreckt und umgekehrt stark gegen die Hüfte angewinkelt werden (z. B. bei *Aranea foliata* Fourcr. in Ruhestellung bis ca. 40°).

Die Haltung des Fe ist — das gilt für alle Beine — bei kurzbeinigen Spinnen (*Atypus*, *Hyptiotes*) und bei solchen, die den Körper beim Lauf relativ hoch tragen (Lycosiden, besonders ♀♀ mit Eikokon) eine flachere als bei anderen. Beim gestreckten Bein liegt das Fe ungefähr horizontal und wird deshalb auch bei Remotion nicht weit angewinkelt.

Die größte Rolle bei der Beugung des 1. Beinpaares (Abb. 11) spielt das Fe-Gelenk, für das sich als durchschnittliche Leistung 65° ergab. Beim removierten Bein ist der Winkel zwischen Fe und Pt meist erheblich kleiner als 90°, besonders bei den meisten Salticiden und *Eresus*, wo schon in Promotion das Bein im Fe-Gelenk nur wenig über 90° gestreckt wird. Wie schon die große Ausdehnung der Gelenkhaut zeigt, ist die Flexibilität des Gelenkes sehr groß; die Pt kann maximal um fast 180° gebeugt werden (gestrecktes Bein bzw. Haltung in Ruhestellung).

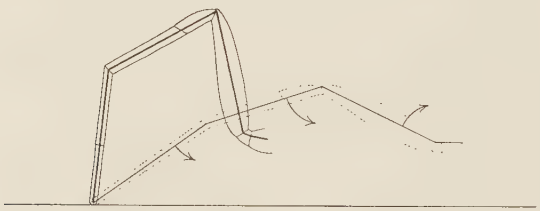

Abb. 11. Normales Beugungsschema des 1. Beines.

Die weitgehende Remotion des 1. Ta beruht besonders auf einer starken Beugung (durchschnittliche Leistung beim Lauf 35—40°) im Ti-Gelenk (vgl. hintere Beinpaare). Beim removierten 1. Bein steht der Ta meist ungefähr senkrecht zum Untergrund. Er kann aber noch weiter nach hinten geführt werden und dann — vorn gemessen — einen spitzen Winkel (bis ca. 70°) mit dem Substrat bilden (z. B. viele Salticiden, *Atypus* ♀). Bei *Chiracanthium*, wo das sehr lange 1. Beinpaar bei Promotion ziemlich gestreckt wird, ist die Remotion natürlich schwächer, da ein relativ langes Bein bei gleicher Schrittlänge eine schwächere Beugung benötigt als ein kurzes. Der Winkel zwischen Ta und Substrat betrug — hinten gemessen — am removierten 1. Bein z. B. bei *Ch. erraticum* Walck. 40—50°.

Im promovierten Zustand ist das 1. Bein im Ti-Gelenk nur schwach gebeugt, garnicht bei *Eresus niger* Pet. Auch bei Argiopiden (*Aranea*, *Zilla*) ist der Mt im Ti-Gelenk gestreckt; er erscheint nur durch seine nach unten gebogene Form als schwach gegen die Ti gebeugt (vgl. Kästner, 1924).

Dorsale Überstumpfung, charakteristisch für das Mt-Gelenk, habe ich im Ti-Gelenk besonders bei *Dolomedes* beobachtet (s. S. 485); im Schlupfwinkel zeigt sie sich auch bei Argiopiden (Ti-Mt-Winkel dorsal bei *Aranea foliata* ca. 155°).

2. Beinpaar.

Als „Taster" findet das 2. Beinpaar bei weitem nicht die Anwendung wie das 1. Deutlich in diesem Sinne wurde es nur bei *Harpactes rubicundus* C. L. Koch gebraucht. Es steht sonst auch beim langsamen Lauf viel stärker im Dienst der Lokomotion und hält sich mehr an das Diagonalschema als das 1. Beinpaar.

Bei allen Jagdspinnen treten die vorderen Beinpaare (oft auch das 3.) beim Überwältigen der Beute in Funktion, was aber nur bei manchen Krabbenspinnen (Misumeninae) unter weitgehender morphologischer Differenzierung der Vorderbeine zu einem stärkeren Abweichen vom Diagonalschema auch beim 2. Beinpaar bei geringer Laufgeschwindigkeit geführt hat. Diese Spinnen (z. B. *Misumena*, *Xysticus*, *Thomisus* und *Pistius*) benutzen dann vorwiegend das 3. und 4. Beinpaar zur Lokomotion, während sie das 1. und 2. unter möglichst geringer Veränderung der für den Beutefang günstigen lateralen Schräghaltung nur in geringerem Grade (hauptsächlich stützend) dazu heranziehen (s. S. 409).

Morphologisch zeigt das 2. Beinpaar bei Spinnen große Ähnlichkeit mit dem 1. Die Krümmung des Fe ist in ähnlicher Weise, wenn auch weniger deutlich, ausgebildet. Das zur Haltung des 1. Beines bei Drassiden und Thomisiden Gesagte gilt in ähnlicher Form auch für das 2. Das gleiche trifft für die in vertikaler Richtung arbeitenden Gelenke zu, die bei Remotion des Beines in ihrem Verhältnis zueinander wie beim 1. Beinpaar, in der Größe ihrer Flexion aber — durch die sich aus der mehr seitlichen Haltung des Beines ergebende größere Bedeutung der Drehung — schwächer arbeiten. Bau und Flexibilität der Gelenke (z. B. Ruhestellung, Streckstellung) entsprechen völlig dem 1. Beinpaar. Beim Lauf aber ist der Unterschied durch die stärkere Beteiligung der lateral arbeitenden Gelenke bedeutend.

Bei keinem der anderen Beine ist der Anteil an der Drehung so gleichmäßig auf das Rumpf-, Hüft- und Pt-Gelenk verteilt wie beim 2. Der Aktionswinkel ist am kleinsten bei Drassiden (*Pterotricha cinerea* ♀ knapp 30° bei Geschwindigkeit 7 cm/sec, Schrittlänge 4,1, Spurweite 5,0), sonst aber ziemlich groß (*Theridium tepidariorum* ♀ ca. 40° bei Geschwindigkeit 4 cm/sec, Schrittlänge 6,9, Spurweite 18,4.

— *Tarentula barbipes* ♀ knapp 50° bei Geschwindigkeit 8—10 cm/sec, Schrittlänge 7,2, Spurweite 13,5). Trotzdem tritt die „Drehung um die Längsachse" unverhältnismäßig schwächer in Erscheinung als beim 3. Bein. Das hat seinen Grund in der stärkeren Funktion des Cx- und Pt-Gelenks.

Bei der Promotion des 2. Beines tritt das Hüftgelenk in Aktion, indem in ihm eine seitliche Beugung nach vorn stattfindet. Während der Remotion, die je nach dem Grad der seitlichen Haltung mit einer vertikal gerichteten Beugung im Tr-, Fe- und Ti-Gelenk verbunden ist, tritt zuletzt das Pt-Gelenk stark in den Vordergrund, das durch seine zwar nur schwache (meist nicht über 20°) Beugung nach hinten die Schrittlänge nicht unwesentlich vergrößert, da der ganze distale Beinteil von Ti bis Ta dabei mitbewegt wird (Abb. 12). Diese Flexion im Pt-Gelenk ist für das Arbeiten des 2. Beines beim Lauf geradezu charakteristisch, da sie bei keinem der anderen in annähernd so deutlicher Form hervortritt.

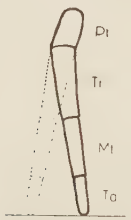

Abb. 12. Die Bedeutung des Patellagelenks beim 2. Bein (Ansicht auf die Dorsalseite des Beinendes).

Mit der größeren Bedeutung des Cx- und Pt-Gelenks sinkt der Anteil des Rumpfgelenks an der Drehung. Daß es aber beteiligt ist, beweist die „Drehung um die Längsachse", die zwar nie ein Ausmaß wie beim 3. Beinpaar erreicht, aber von mir bei fast allen Spinnen deutlich bemerkt wurde. Kästner (1924, 1937), der bei *Aranea diadema* L. nur von einer Drehung des 2. Beines „in toto" spricht, übersah offenbar die Drehung der Beinebene zum Substrat, weil sie — wie bei den meisten Netzspinnen — beim 2. Bein gegenüber der des sehr kurzen und deshalb sehr stark gedrehten 3. kaum in Erscheinung tritt.

Die Stärke der „Drehung um die Längsachse", die durch die Beugung des Pt-Gelenks noch größer erscheint als sie wirklich ist, ist im wesentlichen abhängig von dem Grad der Seithaltung. Am stärksten fiel sie mir bei einigen Theridiiden (*Steatoda bipunctata* L. *Asagena phalerata* Panz., *Theridium*) auf, wo die Remotion des ziemlich stark lateral gehaltenen Beines relativ weit nach hinten geht. Die Beinebene kann sich dabei in verschiedener Weise drehen, z. B. bei *Theridium*, *Asagena*, *Steatoda*, *Hyptiotes*, *Amaurobius* u. a. aus einer steilen in eine nach hinten abgeschrägte oder wie bei *Aelurillus*, *Marpissa*, *Pellenes*, *Oxyopes*, *Philodromus* u. a. aus einer nach vorn schrägen in eine steile Haltung (vgl. 3. Beinpaar). Relativ am schwächsten

trat die „Drehung um die Längsachse" bei den untersuchten Drassiden und Lycosiden hervor.

3. Beinpaar.

Es ist morphologisch gekennzeichnet durch seine Kürze (Ausnahme Salticiden) und durch große Ähnlichkeit mit dem 4. Beinpaar. Sein physiologisches Merkmal ist das durch starke Flexion im Rumpfgelenk bedingte auffällige Hervortreten der „Drehung um die Längsachse".

Die normale Haltung des 3. Beines ist, da das Fe hier keine laterale Krümmung zeigt, so wie die der Hüfte, nämlich seitwärts und von der Senkrechten zur Körperachse nach hinten abweichend. Der Aktionsbereich erstreckt sich auf die Zone vor und hinter dieser Lage. Das 3. Beinpaar arbeitet also hauptsächlich nach hinten, d. h. außer der Drehung spielt von vertikal gerichteter Bewegung nur die Streckung eine lokomotorische Rolle beim Vorschub (Abb. 1). Ist der Aktionswinkel mehr seitlich gerichtet (z. B. *Dolomedes*), dann ist Beugung und Streckung kombiniert, d. h. das Bein wird bei Remotion zunächst schwach gebeugt und dann wieder schwach gestreckt, so daß die Winkel zwischen den Beingliedern am pro- und removierten Bein kaum verschieden sind. Durch die bei Thomisiden und Salticiden besonders der Promotion zugute kommende „Drehung um die Längsachse" ist auch bei diesen der Aktionswinkel mehr seitlich gerichtet. Bei *Segestria senoculata* L. (s. S. 426) ist das 3. Beinpaar mehr nach vorn orientiert und damit sogar die Beugung gegenüber der Streckung im Übergewicht.

Wie gering hier die Bedeutung von Beugung und Streckung für den aktiven Vorschub gegenüber der Drehung ist, wird aus der Abb. 1 klar und bestätigt sich auch durch die geschätzten Winkel. Als durchschnittliche Streckung des 3. Beines (Differenz zwischen pro- und removiertem Bein) errechnete ich: Cx-Fe 18°; Fe-Pt 24°; Ti-Mt 7°. Das Verhältnis in der Funktion der vertikal arbeitenden Gelenke zueinander ist also ähnlich dem beim 1. Beinpaar; die Bedeutung des Ti-Gelenks ist allerdings im Verhältnis geringer (vgl. 4. Beinpaar).

Am meisten wird das 3. Beinpaar trotz großer „Drehung um die Längsachse" bei den Arten gestreckt, wo es relativ kurz ist (Argiopiden, *Tetragnatha*, Misumeninae, Theridiiden). Bei *Pellenes tripunctatus* ♀ (Beinformel 3:1,4:2) wurde das Fe beim Lauf immer in einer steilen Haltung zum Körper bewegt (Cx-Fe-Winkel ca. 100

—120°). Am flachsten war die Haltung des 3. Fe wegen der Kürze der distalen Beinglieder bei *Atypus* trotz der beim ♀ tiefen Körperlage. Über Lycosiden s. 1. Beinpaar.

Bei der Drehung trägt das Rumpfgelenk die Hauptfunktion. Daraus erklärt sich die starke „Drehung um die Längsachse". Nach allen meinen Beobachtungen ist der Anteil des Cx- und Pt-Gelenks erheblich geringer als beim 2. Beinpaar. Die Hüfte des 3. Beines hat von allen zu einer Seitenbewegung am meisten Platz. Aber schon eine schwache Drehung im Rumpfgelenk wirkt sich für das lokomotorisch angreifende Beinende stark aus. Zum Einhalten einer großen Schrittlänge braucht daher die Bewegung der Hüfte nicht sehr groß zu sein. Für die Stellung des Fe ergibt sich aus der „Drehung um die Längsachse", daß es in lateraler Richtung nur einen Winkel beschreibt, der bedeutend kleiner ist als der Aktionswinkel (Abb. 13). Laterale Bewegung findet beim 3. Beinpaar also vorwiegend im distalen und wenig im proximalen Beinteil statt, was ohne Frage für die freie und unbehinderte Beweglichkeit des 2. und 4. Beinpaares nicht bedeutungslos ist.

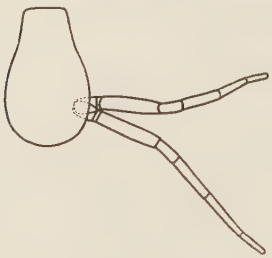

Abb. 13. Die Drehung der Beinebene zum Substrat („Drehung um die Längsachse") beim 3. Bein.

Die Stärke der Drehung ist abhängig von der Schrittlänge und der Beinlänge. Bei gleicher Schrittlänge wird ein kurzes 3. Bein stärker gedreht als ein langes. Am deutlichsten war die „Drehung um die Längsachse" daher bei Arten mit relativ kurzem 3. Beinpaar, z. B. bei *Tetragnatha*, *Aranea*, *Zilla*, *Xysticus* u. *Pistius*, wo ich ihre Größe (Drehung der Beinebene gegen das Substrat) mit 40—50° einschätzte; als relativ gering (ca. 20°) zeigte sie sich bei Lycosiden und Ageleniden.

Die „Drehung um die Längsachse" kann in verschiedener Richtung erfolgen:

1. Die Beinebene dreht sich aus einer nach vorn schrägen (promov.) in eine steile (remov.) Stellung (Abb. 14). Am typischsten zeigten das Thomisiden und Salticiden, bei denen besondere Gründe dafür vorliegen. Bei Springspinnen spielt die Schräghaltung des 3. Beinpaares für den Sprung eine wichtige Rolle (vgl. Sprungstellung S. 450) Durch die ähnlich gerichtete Beinhaltung beim Lauf kann die Sprungstellung schneller eingenommen werden: die Sprungbereitschaft ist größer. Dem entspricht die Tatsache, daß ich bei *Attulus cinereus*

Westr., einer Springspinne, die das 3. Beinpaar zum Sprung nicht gebraucht, eine anders gerichtete Drehung der Beinebene beim Lauf beobachtete und andererseits *Oxyopes ramosus* Panz. mit einer Salticiden-ähnlichen Sprungstellung auch beim Lauf die Beinebene wie die meisten Springspinnen dreht. Bei Krabbenspinnen erklärt sich die Art der „Drehung um die Längsachse" aus der normalen flachschrägen Beinhaltung, die sich besonders bei *Philodromus*, *Thanatus* u. a. auch auf die hinteren Beinpaare bezieht. Bei den Misumeninae (z. B. *Xysticus*, *Pistius*, *Misumena*) jedoch halte ich die geringe lokomotorische Funktion des 1. und 2. Beinpaares bei langsamer Fortbewegung und besonders in der Ruhe, wo sie den Boden gar nicht berühren und die Körperlast allein auf dem 3. und 4. Beinpaar liegt, für entscheidend; durch die Drehung nach vorn bildet das 3. Beinpaar die vorderen Stützen des Körpers.

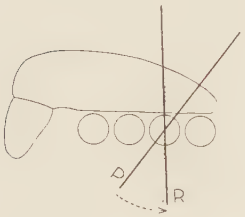

Abb. 14.

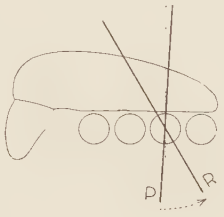

Abb. 15.

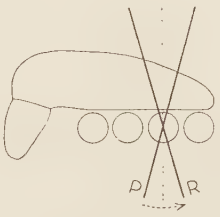

Abb. 16.

2. Die Beinebene dreht sich aus einer steilen (promov.) in eine nach hinten schräge (remov.) Stellung (Abb. 15). Diesen Drehungstyp zeigten besonders ausgeprägt *Atypus*, *Drassodes*, *Zelotes*, *Amaurobius*, *Eresus*, *Segestria*, *Attulus* und *Hyptiotes*. Ermüdete Spinnen laufen mit kleiner Schrittlänge, da sie hauptsächlich die durch das Körpergewicht stärker belasteten hinteren Beinpaare weniger weit promovieren. Das bedeutet für das 3. Paar auch eine geringere Drehung der Beinebene, bei Promotion nur etwa bis zur senkrechten Lage. Viele Spinnen, die sonst ihr 3. Beinpaar anders „um die Längsachse drehen", zeigen deshalb in Ermüdung den hier beschriebenen Drehungstyp.

3. Die Stellung der Beinebene ist jederseits der senkrechten Lage bei Promotion und Remotion ungefähr gleich (Abb. 16). Das kann in weiterem Sinne als normal gelten; oft ist die Art der Drehung einer der beiden vorigen mehr oder weniger ähnlich, bei Lycosiden mehr der 1., bei Argiopiden, *Coelotes*, *Argyroneta*, *Agroeca* und *Theridium*

mehr der 2. Sonst rechnen hierher noch *Tegenaria*, *Chiracanthium*, *Pholcus*, *Ero*, *Scotophaeus* u. a.

4. Beinpaar.

Am letzten Beinpaar überwiegt wieder die Funktion der vertikal arbeitenden Gelenke, in diesem Falle die Streckung. Ähnlich wie das 1. Fe ist auch das 4. lateral gekrümmt, mit der konkaven Seite nach innen, d. h. hier nach hinten gerichtet. Damit ist das Bein trotz des großen Hinterleibs zu einer freien Bewegung fähig.

Bei manchen Netzspinnen (bes. Argiopiden) ist das Abd von vor der Eiablage stehenden ♀♀ oft derartig angeschwollen, daß trotz der auch hier meist vorhandenen Krümmung des 4. Fe ein normales Arbeiten des letzten Beinpaares nicht mehr möglich ist. Wie Kästner (1924) für die Kreuzspinne hervorhebt, wird es zu einer schrägen Lage gezwungen, in der seine Beugung und Streckung erfolgt[1]). Da ferner bei *Aranea* das 4. Beinpaar nicht besonders kräftig ist, um unter der großen Belastung noch zu aktiver lokomotorischer Leistung fähig zu sein, so wird es beim Lauf mehr oder weniger geschleift. Dies alles erklärt sich daraus, daß diese Spinnen sich normalerweise nur kletternd vorwärtsbewegen, meist an ihren eigenen Fäden, wo die Lokomotion anderen Bedingungen entspricht und daher auf völlig andere Weise erfolgt (s. S. 472ff).

Bei Jagdspinnen und den gut laufenden Netzspinnen (Ageleniden, Amaurobiiden) nimmt die Größe des Abd. niemals solche Ausmaße an, daß die Aktion des letzten Beinpaares dadurch wesentlich behindert wird. Nur bei *Pistius truncatus* ♀♀ stellte ich aus gleichen Gründen wie bei *Aranea* eine starke Schrägstellung des 4. Beinpaares fest, in schwächerem Maße auch bei einigen der anderen Thomisiden (*Misumena*, *Xysticus*), die als wenig mobil bekannt sind.

Der Aktionswinkel des 4. Beines ist meist ebenso klein wie der des 1.; trotzdem tritt die „Drehung um die Längsachse" deutlicher hervor, was seinen Grund in der stärkeren Funktion des Rumpfgelenks bei der Drehung des Beines hat. Das Hüftgelenk — das Pt-Gelenk spielt aus den gleichen Gründen wie beim 1. Beinpaar keine Rolle —, das an den beiden ersten Beinpaaren mehr im Vordergrund steht, hat hier an der Drehung einen erheblich geringeren Anteil, was sich daraus erklärt, daß die Hauptfunktion dieses Gelenkes eine Beugung

1) Maximal zeigt sich diese Schräghaltung in der Schlupfwinkelstellung von *Aranea sexpunctata* L., wo sie der dorso-ventral abgeflachten Körperform dieser sich in Spalten verborgen haltenden Art entspricht.

des Tr nach vorn ist. Eine solche würde aber dem durch die Fe-Krümmung deutlichen Bestreben des 4. Beinpaares, möglichst weit nach hinten zu arbeiten und nahe der Laufachse aufzutreten, widersprechen. Der gleiche Grund, aus dem bei der Drehung des 1. Beines das Hüftgelenk stark hervortritt, führt hier zu einer größeren Bedeutung des Rumpfgelenks.

Die „Drehung um die Längsachse" war besonders deutlich bei *Trochosa*, *Tarentula* und *Agroeca*. Sie erfolgt oft (bes. bei Spinnen mit leichtem Abd) in der für das 3. Beinpaar unter No. 1 genannten Form, d. h. die Beinebene dreht sich (natürlich nur sehr wenig) aus einer nach vorn schrägen (promov.) in eine steile (remov.) Stellung. Bei *Aranea*, *Argiope*, *Zilla*, *Meta*, *Theridium*, *Steatoda*, *Tetragnatha*, *Atypus*, *Eresus*, *Pistius* war sie anders gerichtet, aus einer steilen (promov.) in eine nach hinten schräge (remov.) Stellung. Bei Spinnen mit sehr großem Hinterleib (*Aranea* ♀♀) erreicht sogar das promovierte Bein keine senkrechte Lage; die Beinebene dreht sich aus einer nach hinten schrägen (promov.) in eine noch stärker nach hinten schrägflache (remov.) Stellung.

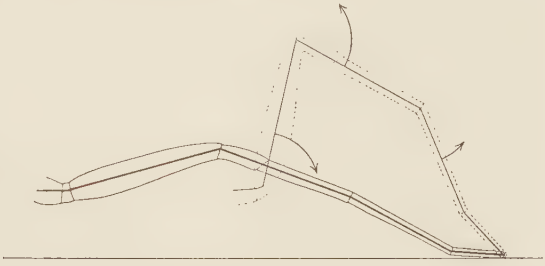

Abb. 17. Normales Streckungsschema des 4. Beines.

Das 4. Beinpaar arbeitet im umgekehrten Sinne wie das 1.; seine lokomotorische Leistung besteht in einer Streckung der in Promotion gebeugten Gelenke (Abb. 17). In äußerster Remotion ist es meist mehr gestreckt als das 1. Beinpaar in äußerster Promotion. Die Funktion der vertikal arbeitenden Gelenke beim Lauf zeigt Tab. 3 an einigen der von mir untersuchten Arten.

Beim Anwinkeln des 4. Beines tritt das Rumpfgelenk in einem Heben und Senken der Cx kaum in Erscheinung. Größer aber als beim vordersten Beinpaar ist die Beugung des Tr-Gelenks (durchschnittl. Leistung beim Lauf ca. 50°) und die des Fe-Gelenks (ca. 70°), kleiner dagegen die des Ti-Gelenks (ca. 25°), das besonders bei vielen Netzspinnen eine schwache Funktion zeigt, wie schon beim 3. Beinpaar festgestellt wurde. Der Grund liegt in der stärkeren Belastung dieser Beinpaare. Das Gelenk tritt nur wenig für den Vorschub in Aktion,

Tabelle 3. Streckung des 4. Beines.

	Winkel am promovierten Bein			Winkel am removierten Bein		
	Cx-Fe Grad	Fe-Pt Grad	Ti-Mt Grad	Cx-Fe Grad	Fe-Pt Grad	Ti-Mt Grad
Atypus affinis ♂	95	70	130	165	145	175
Atypus affinis ♀	130	75	160	170	150	—
Scotophaeus scutulatus ♀	80	65	125	160	140	170
Thomisus albus ♀	115	80	160	180	160	—
Xysticus ulmi ♀	100	65	155	175	160	—
Agroeca brunnea ♀	80	60	125	150	140	160
Chiracanthium erraticum ♀	90	75	140	170	155	175
Aelurillus insignitus ♀	100	75	150	140	120	—
Attulus cinereus ♀	80	55	140	120	90	160
Dendryphantes rudis ♀	115	80	150	150	120	170
Harpactes rubicundus ♀	90	80	150	150	145	175
Dictyna viridissima ♀	110	60	150	170	140	—
Pholcus opilionides ♀	110	70	155	150	140	170
Steatoda bipunctata ♀	125	95	160	160	140	175
Theridium tepidariorum ♀	120	80	150	175	165	—
Linyphia marginata ♀	100	80	150	160	150	—
Hyptiotes paradoxus ♀	130	80	170	180	160	—
Ero tuberculata ♀	120	70	175	175	160	—
Aranea angulata ♀	100	75	165	170	160	—
Aranea reaumuri ♂	120	80	160	160	140	—
Tetragnatha solandrii ♀	120	100	150	170	155	165
Amaurobius fenestralis ♀	100	55	150	170	145	175
Coelotes terrestris ♀	85	65	140	160	140	170
Eresus niger ♀	110	80	150	150	140	—
Oxyopes ramosus ♀	100	70	130	160	150	175
Dolomedes fimbriatus ♀	95	75	150	170	160	—
Tarentula fabrilis ♀	100	70	150	165	140	175
Trochosa terricola ♀	100	75	125	170	150	160

weil es hauptsächlich in gestreckter Lage zum Stützen des Körpers dient. Am removierten 4. Bein sind meist alle Winkel sehr groß; am vollkommensten ist die Streckung im Ti-Gelenk (bes. bei Argiopiden, Theridiiden u. a.). Nicht selten war sogar eine dorsale Überstumpfung im Ti-Gelenk festzustellen (*Aranea angulata* ♀, *A. diadema* ♀, *Eresus niger* ♀, einige Thomisiden ♀♀).

Das 4. Bein ist bei fast allen gut laufenden Spinnen das längste. Die Bedeutung dieser Tatsache wird klar, wenn man die Lage des Schwerpunktes bedenkt, der im Verhältnis zur Basis der Beine abdominalwärts verschoben liegt, extrem bei den Eikokon-tragenden Lycosiden ♀♀. Wäre das letzte Bein kürzer, so würde es in promovierter Haltung weiter vorn auftreten. Für die Erhaltung des stabilen Gleichgewichts muß aber ein Auftreten des 4. Beines möglichst weit hinten günstig sein. Das wird außer durch größere Länge auch durch

die erwähnte starke Streckung in Remotion (und damit schwächere Beugung in Promotion) erreicht.

III. Auftreten.

Die zahlreichen Hinweise, die sich in der Literatur über das Auftreten finden, lassen zweierlei vermissen: 1. die Unterscheidung der vorderen und hinteren Beinpaare. 2. die Berücksichtigung der Tatsache, daß die Haltung des Beines zum Substrat sich während des Laufens ändert. Ich habe zu sicheren Feststellungen außer direkter Beobachtung besonders die Versuche mit berußtem Papier herangezogen.

Durch die Lage des Schwerpunktes ist das 3. und 4. Beinpaar am stärksten belastet [1]). Diese hinterlassen daher auf berußtem Substrat die deutlichsten Spuren, wobei allerdings auch oft noch die Art des Auftretens mitspricht. Die Auftrittspunkte des 1. und 2. Beinpaares konnten bei kleineren Spinnen (z. B. Micryphantiden) auch mit optischer Vergrößerung meist nicht ermittelt werden, während die auch dann noch erkennbaren Spuren des 4. Beinpaares wenigstens die genaue Messung der Schrittlänge zuließen.

Die Umwandlung der Beinarbeit zu einer Lokomotion des ganzen Körpers findet an den auftretenden Teilen der Beine statt. Diese müssen zur vollen Ausnutzung der Muskelleistung einen guten Widerhalt am Substrat finden, der bei Spinnen auf verschiedene Weise erreicht wird: 1. durch Klauen, 2. durch Hafthaare, 3. durch Stacheln. Daneben kommt auch der normalen Beborstung und Behaarung an der Unterseite von Ta und Mt besonders beim 3. und 4. Beinpaar eine nicht geringe Bedeutung zu.

a) Klauen. [2])

Aus der gebogenen Form der Tarsalklauen ist ersichtlich, daß sie als lokomotorisch angreifende Teile besonders dann einen Wert haben, wenn das Bein durch Beugung arbeitet. Sie sind mehr für eine Zug- als eine Druckwirkung geeignet und finden daher an den beiden vorderen Beinpaaren ihre beste Anwendung.

Die Medianklaue, deren wichtige Funktion beim Klettern am Faden erst durch die Untersuchungen von Nielsen (1932) klargestellt wurde, scheint beim Laufen nur eine sehr geringe Rolle zu spielen.

1) Dixon (1893) stellte die verschiedene Belastung der einzelnen Beinpaare bei einer auf der Wasseroberfläche laufenden *Tarentula* durch das Schattenbild fest, das die verschieden starke Einbuchtung der Wasseroberfläche am Grunde erzeugte.

2) Über die Funktion der Tarsalklauen bei *Atypus* und *Eresus* s. S. 464ff.

Sie ist bekanntlich bei allen Netzspinnen, auch bei *Atypus* und *Eresus*, vorhanden, fehlt dagegen — mit wenigen Ausnahmen — unter den Jagdspinnen allen denen, die tarsale Hafthaarbüschel besitzen. Die wichtigsten Vertreter unserer dreiklauigen Jagdspinnen sind außer kleineren Gruppen *(Harpactes, Segestria, Oxyopes, Zodarium)* die Citigraden (Pisauriden und Lycosiden). Daß auch bei diesen die Nebenklaue beim Lauf keine Funktion hat, wie Nielsen annimmt, der ihr bei Laufspinnen eine wichtige die Außenklauen beim Auftreten unterstützende Rolle zuschreibt, beweist außer ihrer geringen Größe 1. die Tatsache, daß auf berußtem Papier sich vom 1. und 2. Beinpaar deutlich immer nur die Spuren der beiden Außenklauen zeigten, wenn nicht durch zu starke Behaarung des Tarsalendes ein Erkennen feinerer Einzelheiten überhaupt unmöglich war, 2. direkte Beobachtung des Auftretens. Ich habe einige Spinnen auf die Art des Auftretens hin beim Lauf unter der Lupe untersucht. Dabei zeigte sich, daß dreiklauige Spinnen beim Auftreten die beiden Außenklauen benutzen. (Arten mit endständigen Hafthaarbüscheln an den Tarsen halten ihre beiden Klauen soweit zurückgebogen, daß sie mit ihnen gar nicht oder erst bei sehr steiler Haltung der Beinendglieder zum Substrat auftreten).

Abb. 18. *Tarentula inquilina* ♀. Auftreten des ganz promovierten 1. Beines. Die Medianklaue berührt den Boden nicht. Es ist nur die vordere Außenklaue gezeichnet.

Bei *Tarentula inquilina* Cl., *T. barbipes* Sund. und *Tegenaria ferruginea* Panz. ließ sich die Art des Auftretens gut beobachten. Bei den vorderen Beinpaaren waren mit dem Augenblick des Auftretens in äußerster Promotion die beiden Außenklauen abwärts gestreckt (Abb. 18). Schon jetzt kamen andere Teile des Beines oft gar nicht in Berührung mit dem Boden; manchmal war auch die Unterseite des Ta-Endes mit ihrer Beborstung noch am Auftreten beteiligt, was fast immer in der Ruhe eintrat. Bei weiterer Remotion des 1. und 2. Beines veränderte sich die Stellung der Klauen zum Bein nicht. Damit ging natürlich schnell die Funktion des Auftretens restlos auf die beiden Außenklauen über. Die Medianklaue konnte also, wenn überhaupt, dann nur bei gestrecktem Bein zur Bodenberührung kommen. Eine lokomotorische Bedeutung beim Lauf kann sie demnach an den vorderen Beinpaaren gar nicht haben, auch wenn man die Unebenheit und Nachgiebigkeit des Substrates unter natürlichen

Verhältnissen in Rechnung stellt. Die Hauptklauen, die bis zur äußersten Remotion des Beines in ihrer abwärts gerichteten Stellung verharren, werden erst bei Promotion gehoben, um dann beim Aufsetzen wieder gesenkt zu werden.

Bei den hinteren Beinpaaren war das Heben und Senken der Klauen wegen ihrer größeren Länge noch deutlicher. Bei einer großen *Tegenaria ferruginea* ♂ konnte es sogar mit dem unbewaffneten Auge verfolgt werden. Aus der abwärts gerichteten Stellung am gestreckten removierten Bein wurden die Klauen sofort bei beginnender Promotion deutlich gehoben und dann beim Auftreten wieder gesenkt. Trotz der bei Remotion flacher werdenden Haltung des Ta zum Substrat muß auch hier die Bedeutung der Medianklaue als gering angesehen werden. Auf dem Netz dagegen soll *Tegenaria* nach Nielsen hauptsächlich mit Hilfe der Medianklaue laufen, die im Gegensatz zu den Außenklauen mit ihrer Spitze durch die Netzoberfläche dringt.

Dadurch, daß bei vielen Jagdspinnen u. a. (s. Tab. 4) der 3. und 4. Ta im Mt-Gelenk weit nach dorsal gebeugt wird, ist seine Stellung flacher zum Substrat: oft liegt er ganz am Boden, noch bevor das Bein völlig removiert ist. In dieser Lage können die Klauen nur noch einen geringen Widerhalt bieten; durch Anheben des Ta-Endes können sie dabei überhaupt wirkungslos werden. Ihre lokomotorische Funktion geht dann auf das Mt-Ende über.

Auch *Aranea* tritt nach Kästner (1924) mit den Spitzen der beiden Hauptklauen auf. Das gilt besonders für die vorderen Beinpaare, während bei den hinteren im Zustand fortgeschrittener Remotion auch die Unterseite des Ta-Endes mit den dort stehenden kräftigen Afterklauen mehr oder weniger beteiligt ist. Ähnlich ist das Auftreten bei *Argyroneta* (Poujade, 1888).

Es wurde bereits (S. 395) auf die mit größerer Geschwindigkeit steigende lokomotorische Funktion der Vorderbeine bei Thomisiden hingewiesen. Die Aufrichtung der Beinebene in eine steilere Haltung ist besonders für das Auftreten von Wichtigkeit. Wenn Nielsen (1932) feststellt, daß die Beinhaltung bei *Xysticus* so (schräg) sei „as to permit only the posterior outer claw to touch the ground, whereas the anterior one is raised above the ground", so trifft das nur für den langsamen Lauf zu, während mit steigender Geschwindigkeit auch die Innenklaue mehr zum Auftreten kommt. In der bei geringerer Geschwindigkeit angewendeten schrägen Lage scheinen die Vorderbeine mit der dann nur allein auftretenden äußeren Klaue

keinen festen Halt zu finden. Versuche an *Xysticus* und *Misumena* auf berußtem Papier zeigten, daß bis zu Geschwindigkeiten von 4—5 cm/sec noch die Spuren des 1. und 2. Beinpaares strichförmig waren, d. h. die Tarsen waren bei Remotion auf dem Substrat entlanggerutscht, ohne wirklichen Halt zu finden. Bei hoher Geschwindigkeit (7—9 cm/sec) dagegen waren sie kurz (punktförmig), d. h. die Tarsen hatten bei Remotion einen festen Halt gefunden, was ohne Frage auf die in der steileren Beinhaltung begründete stärkere Wirksamkeit beider Tarsalklauen zurückzuführen ist; in einigen Fällen waren auch die Spuren beider Klauen zu erkennen.

b) Hafthaare.

Es sind bekanntlich am Ende verdickte, im einzelnen aber verschiedenartig geformte Haare, die apikal am Ta oder oft als Scopula auch an seiner Unterseite (manchmal auch des Mt) stehen und durch Ausscheidung von Adhäsionsflüssigkeit ein Klettern an glatten Flächen ermöglichen. Allen unseren Spinnenarten, bei denen endständige Hafthaarbüschel an den Tarsen vorkommen, fehlt die Medianklaue. Das Auftreten erfolgt beim Lauf mit den Hafthaaren; bei den hinteren Beinpaaren, besonders dem letzten, können auch Klauen und Stacheln am Auftreten beteiligt sein.

Obgleich bei allen Springspinnen Hafthaare vorhanden sind, konnten einige der von mir untersuchten Arten nicht (*Attulus cinereus* Westr.) oder nur sehr schlecht (*Aelurillus insignitus* Oliv.; *A. festivus* C. L. Koch) an senkrechtem Glas klettern. Dagegen beobachtete ich im Widerspruch zu Nielsen (1932) bei allen *Marpissa rumpfi* Scop. eine ausgezeichnete Kletterfähigkeit an Glas. Zu unterschiedlichen Ergebnissen kam ich bei einigen *Philaeus chrysops* Poda, bis sich die Bedeutung des Ernährungszustandes herausstellte. Bei schlechter körperlicher Verfassung (nach längeren Hungerperioden und ähnlichem) scheint die Ausscheidung von Adhäsionsflüssigkeit zu unterbleiben. So läßt es sich erklären, daß Spinnen, die Glas nicht erklettern konnten, einige Zeit nach der Nahrungsaufnahme dazu imstande waren. Beobachtungen an anderen Springspinnen (*Marpissa radiata* Grube, *Evarcha maregravi* Scop.), auch an *Philodromus* bestätigten das. Für die anfangs von mir genannten drei Salticiden-Arten dagegen scheint die Kletterfähigkeit an glattem Substrat mehr oder weniger verloren gegangen zu sein. Sie hat biologisch für diese Arten, die auf sandigem oder doch nur dürftig

bewachsenem Boden leben [1]), kaum einen Wert. Die Ausscheidung einer Adhäsionsflüssigkeit, die natürlich an Spinnen eines extrem trockenheißen Biotops auch ganz besondere Anforderungen stellt, scheint deshalb hier nicht mehr stattzufinden.

c) Stacheln und Metatarsus-Gelenk.

Infolge ihrer Stellung am Bein können Stacheln nur dann als Widerhalt dienen, wenn das Arbeiten des Beines in einer Streckung besteht. Ihre Anwendung ist daher auf das 4. und 3. Beinpaar beschränkt. Da die Tarsen bei Spinnen meist unbestachelt sind, können Stacheln bei der Lokomotion nur dadurch in Aktion treten, daß der Mt zum Auftreten kommt. Auch in diesem Zusammenhang hat das Mt-Gelenk an den hinteren Beinpaaren seine Bedeutung.

Die Bewegung des Ta gegen den Mt ist nach Gaubert (1892) rein passiv. Das Mt-Gelenk ist dikondylisch mit vertikal gerichteter Beugungsebene, wobei die Umbiegung des Ta in dorsaler Richtung am auffälligsten ist: daneben ist oft auch eine gewisse seitliche Beweglichkeit des Ta festzustellen.

Nach den Untersuchungen von Gaubert läuft die dorsal gerichtete Beweglichkeit des Ta parallel mit der Ausbildung eines scheidenartigen Chitinvorsprungs (gaine) dorsal-apikal am Mt, der elastisch ist und bei deutlichster Ausbildung (*Tegenaria*) eine weitgehende dorsale Flexion des Ta zuläßt, während bei kleiner Scheide (Argiopiden) die Beweglichkeit des Ta sehr eingeschränkt ist. Den Wert dieser Einrichtung sah der genannte Autor in der durch die Elastizität der Scheide begründeten federnden Wirkung der Tarsen. Diese Annahme findet eine gewisse Bestätigung in der Art, wie der Lauf bei hoher Geschwindigkeit erfolgt (s. S. 436). Beim 3. und 4. Beinpaar ist jedoch die Tatsache entscheidender, daß durch die Beugung im Mt-Gelenk der ganze Ta und damit auch das Ende des Mt zur Berührung mit dem Substrat kommt.

Daß manche Spinnen mit dem ganzen Ta auftreten, ist bekannt und auch schon durch Abbildungen hervorgehoben worden (Dixon, 1893; Kästner, 1924), ohne daß diese Tatsache bisher im einzelnen einer Untersuchung unterzogen wäre [2]).

1) Leider konnte ich die ebenfalls xerophilen Springspinnen *Yllenus arenarius* und *Synageles* daraufhin nicht lebend untersuchen.

2) Dahl (1908) erwähnt für Lycosiden: „. . . an der Außenseite des distalen Endes des Metatarsus, da dieser gewöhnlich beim Auftreten zunächst mit dem Boden in Berührung kommt." Hier dürfte es sich um ein Versehen handeln, „dieser" statt „dieses" (auf das Ende des Mt, nicht das Glied selbst bezogen).

Tab. 4 zeigt an einer Reihe von Spinnen verschiedener Familien die geschätzte Stärke der dorsalen Umbiegung des Ta beim Lauf. Die Zahlen gelten für den Augenblick größter Streckung des Beines (also 1. u. 2. extrem promov., 3. u. 4. remov.), wo die Flexion des Ta gewöhnlich etwas schwächer zu sein pflegt als beim angewinkelten Bein. In der Schlupfwinkelstellung ist die Beugung am stärksten; so betrug bei *Harpactes rubicundus* ♀ der Winkel zwischen Ta und Mt am 3. Bein ca. 140°, am 4. Bein nur ca. 110°.

Bei den charakteristischen Netzspinnen (Argiopiden, Theridiiden, *Tetragnatha*, *Hyptiotes*, *Ero* u. a.) und auch bei *Atypus* ♀ und *Eresus* fehlt die dorsale Flexion des Ta ganz. Alle diese Arten treten nur mit den Ta-Spitzen auf, auch beim removierten 4. Bein (Winkel zwischen 4. Ta und Substrat meist 20—30°, s. Tab. 4). Trotz deutlicher Umbiegung des Ta bei manchen Linyphiiden, *Pholcus* u. *Dictyna* kommt es auch bei diesen niemals zum Auftreten mit dem ganzen 4. Ta, obgleich er in äußerster Remotion des Beines sehr flach zum Substrat liegen kann.

Unter den anderen Spinnen fallen durch relativ schwache Umbiegung des 3. und 4. Ta die Thomisiden und Springspinnen heraus. Bei manchen Krabbenspinnen (bes. *Pistius* u. *Xysticus*) liegt der 4. Ta beim removierten Bein sehr flach oder ganz dem Boden auf, was sich aber weniger aus der Stellung des Ta zum Mt als aus der weitgehenden Streckung des Beines und der tiefen Körperhaltung erklärt. Bei Springspinnen tritt der 4. Ta nur mit dem Ende auf, am steilsten bei *Attulus*. Die Umbiegung des Ta ist nur beim 3. und 4. Beinpaar festzustellen, wo sie nicht stark, aber deutlich erkennbar ist. Nach Gaubert (1892) soll hier die Chitinscheide am Ende des Mt fehlen, was die für den Sprung nötige Unbeweglichkeit des Ta bewirkt. Das trifft nach meinen Feststellungen nicht zu. Die Mt-Scheide ist bei Springspinnen (z. B. *Marpissa*, *Aelurillus*, *Salticus*, *Dendryphantes*, *Evarcha*) deutlich ausgebildet, auch kann die Beweglichkeit des Ta, wenigstens am 3. und 4. Beinpaar, nicht als gering bezeichnet werden [1]).

Bei den meisten gut laufenden Spinnen (Lycosiden, Pisauriden, Ageleniden, Drassiden, *Harpactes*, *Oxyopes*) ist die Umbiegung des Ta stark, bei den vorderen Beinpaaren aber geringer als bei den hin-

1) Andererseits hebt Gaubert die Flexibilität des Ta bei Lycosiden als Grund für das Fehlen eines Sprungvermögens hervor. Wie aber Vertreter dieser Familie, ferner auch *Oxyopes*, *Micrommata* und *Clubiona* (s. S. 458 ff.), also springende Spinnen mit deutlicher dorsaler Flexion der Tarsen, zeigen, ist eine solche Beziehung zwischen Sprung und Mt-Gelenk nicht vorhanden.

Tabelle 4. Die dorsale Flexion des Ta im Mt-Gelenk und ihre Bedeutung für das Auftreten beim 4. Beinpaar.

	Winkel*) (dorsal) zwischen Mt und Ta beim				Winkel zwischen 4. Ta (removiertes Bein) und Substrat; „—“ bedeutet: 4. Ta ganz aufliegend oder apikal erhoben
	promovierten		removierten		
	1. Bein	2. Bein	3. Bein	4. Bein	
	Grad	Grad	Grad	Grad	Grad
Atypus affinis ♀	—	—	—	—	30
Atypus affinis ♂	155	150	140	150	—
Drassodes cognatus ♀	175	175	160	160	—
Drassodes signifer ♀	—	175	160	160	—
Scotophaeus scutulatus ♀	—	—	155	150	—
Zelotes subterraneus ♂	—	—	160	165	—
Misumena calycina ♀	—**)	—**)	170	170	15
Pistius truncatus ♀	—**)	—**)	170	170	20
Xysticus lateralis ♀	—**)	—**)	165	160	bis 10
Thanatus sabulosus ♀	175	175	170	170	5—10
Philodromus aureolus ♀	—	—	175	170	bis 10
Tibellus oblongus ♀	—	—	—	—	10
Agroeca brunnea ♀	170	170	140	140	—
Chiracanthium erraticum ♀	165	160	145	140	—
Clubiona stagnatilis ♀	—	—	140	145	—
Aelurillus festivus ♀	—	—	170	170	10
Attulus cinereus ♀	—	—	—	—	50
Evarcha marcgravi ♂	—	—	170	170	30
Heliophanes cupreus ♀	—	—	170	170	20
Marpissa radiata ♀	—	—	165	160	20
Marpissa rumpfi ♂	—	—	160	160	20
Pellenes tripunctatus ♀	—	—	170	170	20
Philaeus chrysops ♀	—	—	170	170	20
Salticus scenicus ♀	—	—	175	175	25
Sitticus pubescens ♀	—	—	175	175	30
Harpactes rubicundus ♀	—	—	165	160	—
Segestria senoculata ♀	—	—	—	170	20
Dictyna viridissima ♀	175	175	170	165	10—15
Pholcus opilionides ♂	170	170	160	160	15
Asagena phalerata ♀	—	—	—	—	25
Theridium lunatum ♀	—	—	—	—	30
Theridium saxatile ♀	—	—	—	—	25
Steatoda bipunctata ♀	—	—	—	—	25
Linyphia marginata ♀	—	—	—	—	25
Lephthyphantes nebulosus ♀	—	—	175	170	20
Hyptiotes paradoxus ♀	—	—	—	—	20
Ero tuberculata ♀	—	—	—	—	20
Aranea angulata ♀	—**)	—**)	—	—	20
Aranea foliata ♀	—**)	—**)	—	—	15
Aranea reaumuri ♂	—**)	—**)	—	—	25
Meta merianae ♀	—**)	—**)	—	—	15
Meta reticulata ♀	—**)	—**)	—	—	20
Tetragnatha solandrii ♀	—	—	—	—	30

*) Nicht näher bezeichnete Winkel bedeuten 180°, d. h. der Ta ist im Mt-Gelenk gestreckt.

**) Winkel ventral gemessen etwas kleiner als 180°.

Tabelle 4 (Fortsetzung).

	Winkel*) (dorsal) zwischen Mt und Ta beim				Winkel zwischen 4. Ta (removiertes Bein) und Substrat; „—“ bedeutet: 4. Ta ganz aufliegend oder apikal erhoben
	promovierten		removierten		
	1. Bein	2. Bein	3. Bein	4. Bein	
	Grad	Grad	Grad	Grad	Grad
Amaurobius claustrarius ♀	175	175	155	155	—
Amaurobius fenestralis ♀	170	170	150	155	—
Coelotes terrestris ♀	175	170	155	145	—
Argyroneta aquatica ♀	—	—	175	170	25
Tegenaria atrica ♀	160	155	150	150	—
Tegenaria ferruginea ♀	165	165	155	150	—
Eresus niger ♀	—	—	—	—	20
Eresus niger ♂	—	—	—	—	30
Oxyopes ramosus ♀	170	165	160	155	—
Dolomedes fimbriatus ♂	165	165	160	160	—
Dolomedes fimbriatus ♀	160	160	160	160	—
Pisaura listeri ♀	165	165	150	150	—
Lycosa agrestis ♀	170	170	150	150	—
Tarentula fabrilis ♂	160	160	130	135	—
Tarentula cuneata ♀	165	165	145	140	—
Trochosa ruricola ♀	170	170	140	140	—

*) Nicht näher bezeichnete Winkel bedeuten 180°, d. h. der Ta ist im Mt-Gelenk gestreckt.

teren, und zwar aus zwei Gründen: 1. infolge der verschiedenen Belastung der einzelnen Beinpaare durch das Körpergewicht, 2. wegen der bei den hinteren Beinpaaren größeren Flexibilität des Ta im Mt-Gelenk. Diese betrug maximal (ausgedrückt durch Mt-Ta-Winkel, dorsal gemessen) z. B. bei einer *Tarentula inquilina* ♀, die ich sofort nach Abtöten untersuchte, ca. 120° beim 4., ca. 135° beim 3. und ca. 150° beim 1. und 2. Beinpaar. Bei weiterer Beugung des Ta brach das Gelenk. Bei *Tegenaria* ist die Elastizität der Mt-Scheide größer.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß beim 1. und 2. Beinpaar auch in ganz promovierter Stellung beim Lauf die Tarsen nur mit der Spitze den Boden berühren, wobei ihr Winkel zum Substrat allerdings sehr klein sein kann (10—20° bei *Tegenaria*, *Dolomedes*, *Tarentula fabrilis* CL.).

Einen bedeutenden Faktor bildet die Umbiegung des Ta an den beiden hinteren Beinpaaren, besonders am letzten. Dort wo sie am deutlichsten hervortritt (bes. Lycosiden, *Tegenaria*), bildet der Ta des promovierten 4. Beines oft schon einen kleinen Winkel (ca. 20—30°) mit dem Substrat. Bei Remotion kommt daher das

Ende des Mt sehr bald zur Bodenberührung, der Ta liegt ganz auf und kann sogar schließlich am Ende frei erhoben sein, was ich bei *Tarentula*, *Tegenaria*, *Dolomedes*, *Oxyopes ramosus* und einem vor der Eiablage stehenden *Chiracanthium erraticum* ♀ beobachtete. Damit geht die lokomotorische Funktion von der Ta-Spitze restlos auf das Mt-Ende über. Man kann dabei nicht wie Kästner (1924) von einer Beteiligung des Mt-Gelenks an der Erzeugung des Vorschubs sprechen, da das Gelenk als solches gar nicht in Aktion tritt und auf die Größe des Vorschubs selbst keinen Einfluß hat. Sein Wert besteht vielmehr darin, daß durch die weitgehende passive Flexibilität des Ta im letzten Teil der Remotion das Ende des Mt am Auftreten beteiligt ist (bei ganz aufliegendem Ta) oder allein den lokomotorisch angreifenden Punkt darstellt (bei am distalen Ende erhobenen Ta). Damit sind zwei Vorteile verbunden:

1. Die Körperlast wird von dem Mt als einem mehr proximalen Beinglied leichter getragen; mit dieser Verkürzung des stützenden Hebelarmes ist keine Verringerung der Schrittlänge verbunden.

Bei großem Körpergewicht ist die ja passiv erfolgende Flexion des Ta in dorsaler Richtung stärker, d. h. der Mt kommt bei Remotion des 4. Beines früher zur Bodenberührung. Andererseits kann er gar nicht in Aktion treten, wenn das Abd leicht ist. So war die Haltung des 4. Ta bei einer *Agroeca brunnea* ♀, die nach der Eiablage stand, auch beim removierten 4. Bein noch ca. 10° zum Substrat, während sonst reife ♀♀ dieser Art deutlich mit dem ganzen 4. Ta auftreten. Eine Trochosa ruricola ♀, die ihren Eikokon am Abd trug, berührte im Gegensatz zu anderen Tieren derselben Art trotz der größeren Belastung des letzten Beinpaares erst am Schluß der Remotion mit der ganzen Unterseite des Ta den Boden, was aber seinen Grund nicht in einer veränderten Stellung des Ta zum Mt, sondern in der hohen Körperhaltung hat, die alle Lycosiden ♀♀ mit Eipaket beim Lauf zeigen.

2. Die Stacheln des Mt-Endes können als lokomotorisch angreifende Teile in Aktion treten und damit die Tarsalklauen unterstützen oder ersetzen [1]). Wie weit stimmt hierbei nun apikale Mt-Bestachelung mit dem Auftreten überein?

Die relativ starke Bestachelung am Ende des 3. und 4. Mt besonders bei Lycosiden, Drassiden, Dysderiden, manchen Clubioniden,

1) Für *Trochosa singoriensis* hebt v. Kolosvary (1925) die Bedeutung der Stacheln an den Hinterbeinen hervor, die bei Kämpfen als Widerhalt verwendet werden.

Amaurobiiden, Ageleniden und Thomisiden entspricht bei diesen Spinnen einer großen dorsalen Flexion des Ta und damit einer Beteiligung des Mt am Auftreten. Im Gegensatz zu nur vereinzelten Stacheln apikal am vorletzten Glied des 1. und 2. Beinpaares ist am Ende des 3. und 4. Mt ein Kranz kräftiger Stacheln vorhanden, der ohne einseitige Orientierung doch meist eine gewisse Bevorzugung der Ventralseite zeigt (Abb. 19). Bei Netzspinnen (Argiopiden, Tetragnathiden, Theridiiden, Linyphiiden, Pholciden, Dictyniden) ist eine solche Bestachelung nicht oder wenigstens nicht in charakteristischer Form ausgebildet. Bei *Atypus affinis* Eichw. ist sie nur beim ♂ vorhanden, das überhaupt viel Ähnlichkeit mit Laufspinnen zeigt. Es ist auffällig, daß unter den Jagdspinnen gerade die Salticiden mit der Stärke ihrer Mt-Bestachelung herausragen, obwohl sie beim Lauf niemals mit dem Mt den Boden berühren (vgl. S. 456).

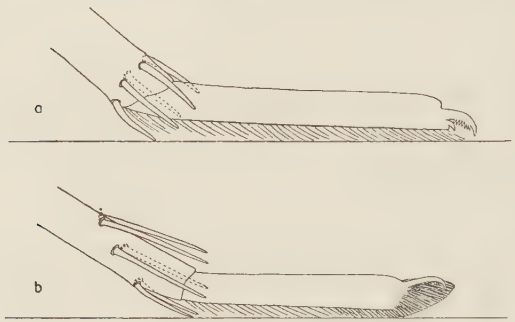

Abb. 19. Ende des 4. Beines einer *Trochosa ruricola* (a) und *Clubiona* spec. (b) in ungefähr der Stellung, die beim Lauf in äußerster Remotion eingenommen wird. Die Stacheln des Metatarsusendes sind in anliegender Stellung dargestellt.

Beim 3. Beinpaar, wo die dorsale Umbiegung im Mt-Gelenk ähnlich deutlich wie beim letzten Beinpaar vorhanden ist, kommt der Ta auch bei Jagdspinnen meist nicht ganz zum Auftreten, da dieses Beinpaar mehr durch Drehung arbeitet und daher in Remotion nicht so weit gestreckt wird. Ganz liegt der Ta besonders bei *Dolomedes* auf, während er sonst bei Lycosiden, *Tegenaria* u. a. mit dem Substrat meist einen Winkel von minimal 0—10° bildet. Wenn man aber die Unebenheit des Substrats unter natürlichen Verhältnissen berücksichtigt und außerdem, daß ja die Mt-Stacheln schon den Boden berühren, ehe der Ta ganz aufliegt, dann kann über eine ähnliche Bedeutung des Mt-Endes mit seiner Bestachelung wie beim letzten Beinpaar auch hier kein Zweifel bestehen.

Wie weit durch Aufrichten der Stacheln am Ende des 3. und 4. Mt ihre Wirksamkeit gesteigert wird, ließ sich nicht immer nachweisen. Bei *Tegenaria atrica* C. L. Koch und *T. ferruginea* Panz. wurden sie wie die anderen Beinstacheln, soweit sie noch anlagen,

schon bei mittlerer Geschwindigkeit aufgerichtet. Das gleiche wurde bei *Trochosa terricola* Thor. festgestellt, nicht dagegen bei *Tarentula barbipes* Sund. und *T. inquilina* Cl. Doch mag es hier auch bei hoher Geschwindigkeit eintreten, wo eine Beobachtung der Stachelstellung natürlich nicht möglich ist, besonders da das Anlegen der Stacheln im Augenblick der Ruhe sehr schnell erfolgt.

Die Art des Auftretens prägte sich auf berußtem Substrat in einer für die einzelnen Beine sehr charakteristischen Weise aus. Das war für die richtige Analyse der Laufspuren äußerst wichtig:

1. und 2. Bein: Auftreten nur mit den Tarsalspitzen, die nach völliger Remotion der Beine sofort gehoben werden. Spur auf berußtem Substrat daher kurz [1]) (punktförmig); oft als zwei sehr feine kurze Strichelchen nur die Spuren der Außenklauen sichtbar.

3. Bein: Spur immer kommaförmig in der Laufrichtung geschwungen, was sich aus der seitlichen Haltung erklärt; beim 2. Bein war die Auftrittsspur ähnlich, wenn es sehr weit lateral gebraucht wurde (*Theridium*, *Tetragnatha*).

4. Bein: Spur immer lang, strichförmig und in der Laufrichtung der Achse genähert. Bei Spinnen mit großem Abd. (z. B. *Aranea*) zieht das 4. Beinpaar immer relativ lange Schleifspuren, was besonders für ermüdete Spinnen zutrifft, wo das letzte Beinpaar bei Promotion oft gar nicht mehr vom Substrat freikommt. Doch wird bei allen Spinnen das Ende des 4. Beines während der Promotion zunächst geschleift, bis es frei erhoben wird.

Wie das Auftreten des letzten Beinpaares bei einer Laufspinne (*Tarentula inquilina* ♀) mit relativ großem Abd erfolgt, zeigt Abb. 20 in einigen aufeinanderfolgenden Lokomotionsphasen. Auch das Ende des Mt wird bei Promotion noch ein Stück geschleift, was man an der größeren Breite der Auftrittsspur, oft auch an den Spuren der apikalen Stacheln des Mt deutlich erkennen kann. Bei A tritt zunächst die Ta-Spitze des promovierten Beines auf, um bei Remotion in B mit dem Mt-Ende den Boden zu berühren. Bei beginnender Promotion (Phase V) wird auch der Mt noch bis C geschleift, zum Schluß (bis D) nur noch der Ta. Bei Spinnen mit kleinerem Abd erfolgt das Ablösen des Beines vom Boden normalerweise früher; auch wird bei Arten, wo die dorsale Flexion des Ta nicht so stark ist, der Mt weniger lange geschleift. Bei reinen

1) Diese Tatsache zeigte, daß das benutzte Papier als Substrat rauh genug war.

Tarsen-Läufern (Salticiden, die meisten Netzspinnen) ist eine metatarsale Spur natürlich nicht vorhanden.

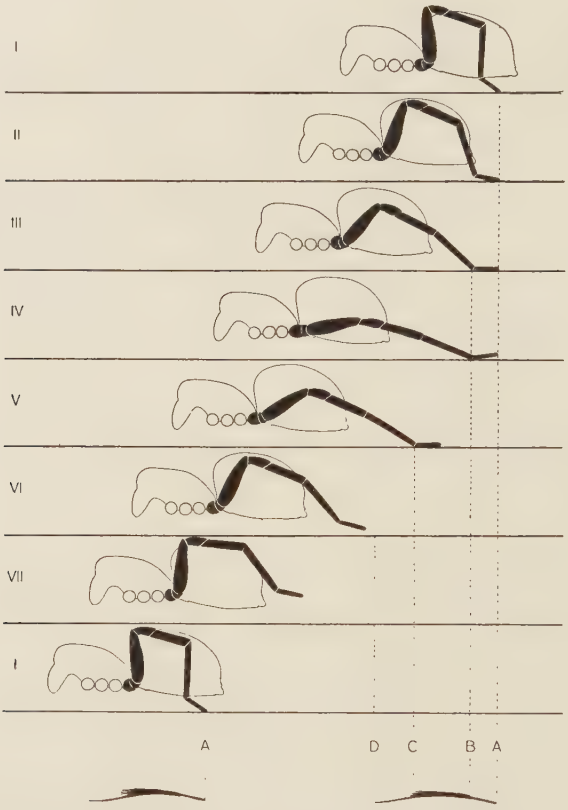

Abb. 20. Arbeiten und Auftreten des 4. Beines einer *Tarentula inquilina* ♀ (vgl. Text).

IV. Zusammenarbeit der Beine.

Zeitlich wird die Zusammenarbeit der Beine vom Laufrhythmus, räumlich von ihrer Länge und Haltung bestimmt. Ähnlich wie ihre Bewegung im Diagonalrhythmus einem Schema folgt, so läßt sich in ihrer Haltung beim Lauf ein Schema feststellen, das unter gleichmäßigen Bedingungen weitgehend eingehalten wird. Aus diesem Grunde haben alle Angaben über Spurweite, Schrittlänge und Auftreten ihren Wert.

Zur sicheren Feststellung eines solchen Laufschemas war allein die indirekte Untersuchungsmethode geeignet. Direkte Beobachtung

führt, wenn die Lokomotion nicht sehr langsam stattfindet, zu keinen sicheren Ergebnissen, besonders über Schrittlänge, Spurweite und Anordnung der Auftrittspunkte. Dadurch, daß ich Spinnen über berußtes Papier laufen ließ, waren diese Größen erst exakt messbar.

Die Anordnung der Auftrittspunkte ist in longitudinaler (Lauf-) Richtung bei Spinnen wenig verschieden, weil hierfür besonders der

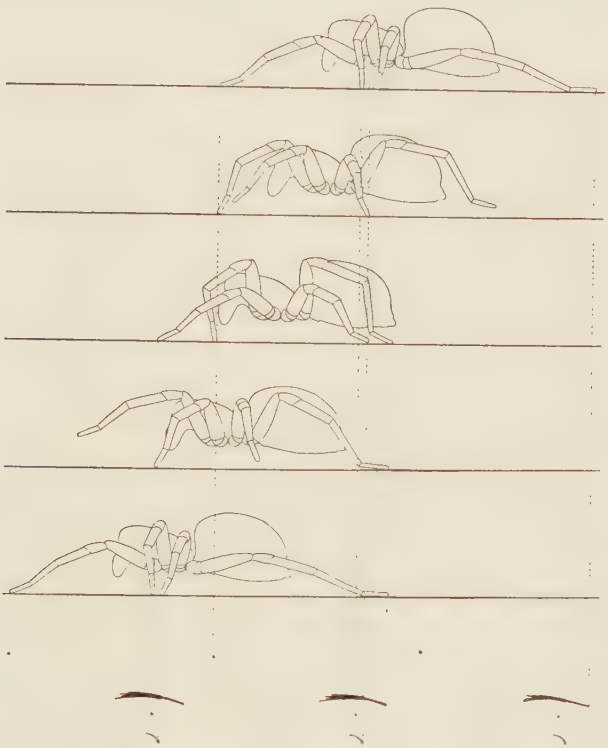

Abb. 21. Normales Laufschema einer langsam laufenden Jagdspinne (*Tarentula inquilina* Cl.). Es sind nur die Beine der linken Seite und deren Laufspuren dargestellt. 1,4 ×.

Diagonalrhythmus bestimmend ist (Abb. 21). Da der Körper beim Lauf sich in dauernder Promotion befindet, müßte das Abweichen eines Beines vom Laufrhythmus zu einer Verschiebung seiner Auftrittspunkte in der Längsrichtung führen. Eine solche findet hauptsächlich bei veränderter Laufgeschwindigkeit statt; darauf soll jedoch erst im Abschnitt über Schrittlänge und Geschwindigkeit näher eingegangen werden. Es sollen hier zunächst nur die Verschiedenheiten

in lateraler Richtung (Spurweite), die von der Beinhaltung und Länge bestimmt werden, Berücksichtigung finden.

a) Normales Laufschema.

Als normal ist die Anordnung der Auftrittspunkte zu bezeichnen, die in Abb. 22 a als Laufspur eines *Coelotes terrestris* ♀ dargestellt ist (vgl. auch Abb. 21). Am nächsten der Laufachse tritt das 1. Beinpaar auf, es folgt das 4., dann das 2. (seltener umgekehrt) und schließlich mit der größten Spurweite das 3. Beinpaar (Tab. 5). Nach diesem Schema liefen folgende Spinnen:

Atypidae: *Atypus affinis* Eichw.
Drassidae: *Drassodes signifer* C. L. Koch, *Scotophaeus scutulatus* L. Koch.
Clubionidae: *Agroeca brunnea* Bl., *Clubiona subsultans* Thor., *Liocranum rupicola* Walck.
Salticidae: *Marpissa rumpfi* Scop., *Pellenes tripunctatus* Walck., *Philaeus chrysops* Poda.
Amaurobiidae: *Amaurobius fenestralis* Stroem., *A. claustrarius* Hahn.
Agelenidae: *Coelotes terrestris* Wid., *Tegenaria atrica* C. L. Koch, *T. derhami* Scop., *T. ferruginea* Panz., *Argyroneta aquatica* L.
Eresidae: *Eresus niger* Pet.
Oxyopidae: *Oxyopes ramosus* Panz.
Pisauridae: *Pisaura listeri* Scop.
Lycosidae: *Lycosa chelata* Müll., *L. riparia* C. L. Koch, *Tarentula barbipes* Sund., *T. inquilina* Cl., *Trochosa terricola* Thor.
Sparassidae: *Micrommata viridissima* Deg.

Tabelle 5. Spurweite bei normaler Laufgeschwindigkeit.

	K. L.	1. Beinpaar	2. Beinpaar	3. Beinpaar	4. Beinpaar
Atypus affinis ♂	13,0	7,9	15,8	18,6	11,6
Atypus affinis ♀	22,5	8,6	18,0	23,0	13,9
Drassodes spec. juv.	4,6	2,0	4,4	7,5	3,5
Scotophaeus scutulatus ♀	13,0	6,5	13,0	23,0	12,0
Agroeca brunnea ♀	6,3	4,2	8,6	13,0	7,0
Clubiona subsultans ♂	8,1	5,1	9,7	12,6	9,0
Liocranum rupicola ♀	6,7	5,4	10,6	16,0	9,0
Marpissa rumpfi ♀	8,6	3,2	8,6	13,4	7,2
Pellenes tripunctatus juv.	4,2	1,75	3,8	5,6	3,4
Amaurobius fenestralis ♀	8,7	5,5	11,2	15,6	8,9
Coelotes terrestris ♀	9,6	6,5	12,0	17,5	10,0
Tegenaria atrica ♀	11,3	10,0	18,6	24,4	17,6
Eresus niger ♀	13,8	5,5	10,6	14,5	11,0
Oxyopes ramosus ♂	6,3	4,0	9,5	12,5	6,0
Tarentula inquilina ♀	17,0	7,0	16,8	23,8	16,5
Micrommata viridissima ♀	9,6	7,2	19,1	20,0	11,0

Es sind hauptsächlich Jagdspinnen, denen sich auch hier wieder Ageleniden und *Amaurobius* anschließen. *Micrommata* bildet mit der relativ großen Spurweite des 2. Beinpaares einen Übergang zum Laufschema der Thomisiden und Netzspinnen.

Bei manchen Drassiden ermöglicht die bereits früher erwähnte Haltung des 1. und 2. Fe eine sehr kleine Spurweite bei den vorderen Beinpaaren (Abb. 22 b, Tab. 6). Hier ist die Spurweite 2 erheblich kleiner als die Spurweite 4. Doch scheint das schmalspurige Auf-

Tabelle 6. Spurweite bei normaler Laufgeschwindigkeit.

	K. L.	1. Beinpaar	2. Beinpaar	3. Beinpaar	4. Beinpaar
Pterotricha cinerea ♀	6,2	1,6	4,9	10,3	7,0
Zelotes clivicola ♀	6,9	2,1	5,5	9,9	7,6
Zelotes subterraneus ♀	6,2	1,9	6,0	10,1	7,3

treten mit den vorderen Beinpaaren bei Drassiden sehr wechselnde Anwendung zu finden. Ein *Zelotes subterraneus* ♂ lief nach dem normalen Schema (Spurweite 2 größer als 4); eine *Gnaphosa bicolor* ♀ zeigte auf beiden Körperseiten verschiedene Verhältnisse. Bei *Drassodes* und *Scotophaeus* war die Spurweite der vorderen Beinpaare niemals auffällig klein (s. Tab. 5).

b) Abweichungen.

Bei Thomisiden und vielen Netzspinnen ist die Spurweite des 2. Beinpaares am größten (Tab. 7). Die Anordnung der Auftritts-

Tabelle 7. Spurweite bei normaler Laufgeschwindigkeit.

	K. L.	1. Beinpaar	2. Beinpaar	3. Beinpaar	4. Beinpaar
Xysticus pini ♀	5,7	4,7	13,6	9,8	4,9
Xysticus viaticus ♀	6,2	5,0	12,0	10,4	6,2
Thanatus formicinus ♀	7,6	7,0	18,0	18,2	7,9
Philodromus elegans juv.	6,3	8,8	19,0	17,4	10,2
Philodromus laevipes ♀	6,5	8,0	20,0	19,0	11,4
Aranea diadema ♀	13,8	14,0	32,0	23,0	16,0
Aranea foliata ♀	8,2	9,0	16,5	13,4	9,2
Zilla litterata ♀	7,3	8,0	14,3	10,0	8,6
Theridium tepidariorum ♀	5,5	10,0	18,4	11,6	10,6
Steatoda bipunctata ♀	6,0	5,8	10,4	10,0	9,0
Steatoda bipunctata ♂	4,5	3,8	7,4	9,0	7,0
Lephthyphantes nebulosus ♀	4,6	6,2	14,6	12,6	8,0
Tetragnatha solandrii juv.	5,6	7,9	14,0	6,5	8,0

punkte folgt ungefähr dem in der Laufspur einer *Aranea foliata* ♀ (Abb. 22 c) ausgedrückten Schema.

Diese Spinnen — auch *Dictyna*, *Pholcus* und *Pachygnatha* liefen nach dem gleichen Schema — treten mit dem 2. Beinpaar weiter

außen als mit dem 3. auf. Der Grund dafür liegt z. T. in der relativ großen Länge des 2. und Kürze des 3. Beinpaares. Der Längenquotient des 2. Beines (Verhältnis von Länge des 2. Beines zur Durchschnittslänge aller Beine) ist meist größer als 1; er betrug z. B. bei *Misumena calycina* ♀ 1,28, *Pistius truncatus* ♀ 1,27, *Xysticus lateralis* ♀ 1,18, *Philodromus aureolus* ♀ 1,17, *Aranea foliata* ♀ 1,09, *Zilla litterata* ♀ 1,05, *Dictyna viridissima* ♀ 1,04. Bei Theridiiden ist er kleiner, z. B. bei *Steatoda bipunctata* ♀ 0,96, *Theridium tepidariorum* ♀ 0,92. Bei den eigentlichen Jagdspinnen liegt dieser Wert meist zwischen 0,90 und 0,95.

Zu der größeren Länge des 2. Beinpaares kommt bei diesen Arten eine mehr seitliche Haltung, die ich als am stärksten ausgeprägt bei Theridiiden (*Theridium*, *Asagena*, *Steatoda*) beobachtete. Eine gewisse Rolle spielt dabei auch das Fehlen der bei Jagdspinnen verbreiteten Krümmung des 1. und 2. Fe. Dadurch wird die Spurweite 1 relativ größer; während sie bei den anderen Spinnen meist nur wenig mehr als halb so groß wie die Spurweite 4 war, ist sie hier oft annähernd gleich.

Bei *Philodromus* und *Thanatus* ist die Spurweite 2 trotz lateraler Beinhaltung ungefähr ebenso groß wie die Spurweite 3, weil hier die Längendifferenz zwischen den betr. Beinpaaren relativ gering ist (ähnlich *Micrommata*).

Bei *Tetragnatha* (Abb. 22 d) weicht die Laufspur wegen der relativen Kürze des 3. Beinpaares (Längenquotient des 3. Beines bei *Tetragnatha solandrii* ♀ 0,52) von dem hier beschriebenen Schema ab. Die Spurweite 3 ist die kleinste; die Reihenfolge in der Spurweite ist von innen nach außen 3 : 1 : 4 : 2, wobei allerdings die drei ersten nur wenig in der Größe differieren.

Die als normal bezeichnete Anordnung der Auftrittspunkte (S. 420) stellt für Spinnen mit ausgeglichener Länge der 4 Beinpaare die ideale Ausnutzung der räumlichen Möglichkeiten dar. Durch die verschiedene Spurweite besitzt jedes Bein beim Lauf eine freie Beweglichkeit, die seine volle Ausnutzung für den Vorschub gewährleistet. Räumlich liegt die größte Schwierigkeit für die Zusammenarbeit beim 2. und 3. Beinpaar, die beide seitlich arbeiten. Man müßte annehmen, daß das 3. Bein in äußerster Promotion mit dem dann nach dem Diagonalschema ganz removierten 2. Bein in Kollision gerät. Dies wird aber vermieden 1. dadurch, daß das 2. Bein mehr nach vorn, das 3. mehr nach hinten gerichtet arbeiten und eine Überschneidung beider Aktionswinkel meist nicht eintritt.

2. durch die verschiedene Spurweite. Das 3. Beinpaar ist bei fast allen Spinnen das kürzeste. Seine Spurweite ist aber bei allen gut laufenden Spinnen (Citigraden, Clubioniden, Drassiden, Dysderiden, Ageleniden, Amaurobiiden u. a.) größer als die des 2. Beinpaares.

Abb. 22. Verschiedene Laufspurentypen (Laufrichtung von rechts nach links). a *Coelotes terrestris* ♀ (langsamer Lauf, 8—10 cm/sec). b *Pterotricha cinerea* ♀ (rascher Lauf, 12—15 cm/sec). c *Aranea foliata* ♀ (normaler Lauf, 4—5 cm/sec). d *Tetragnatha solandrii* juv. (rascher Lauf, ca. 8 cm/sec). e *Segestria senoculata* ♀ (schneller Lauf, 25—30 cm/sec). Natürl. Größe.

Es ist also nicht, wie Kästner [1]) (1924) annimmt, seiner Kürze, sondern gerade seiner Länge zuzuschreiben, daß es nicht gegen das removierte 2. Bein anstößt. In der relativ großen Länge des 3.

1) „(Fast bei allen Araneen Deutschlands das kürzeste. Es würde ja, wenn es lang wäre, bei seiner Promotion an das ruhende 2. Bein stoßen.)“

Beines (s. S. 440) bei diesen Spinnen — es ist wohl das kürzeste, doch ist die Längendifferenz gering — sehe ich einen für die Schrittlänge und damit für die Schnelligkeit der Lokomotion sehr wichtigen Faktor. Es ist so möglich, bei stärkster Aktion der Beine mit dem 3. über das removierte 2. überzugreifen. Bei den typischen Netzspinnen (Argiopiden, Theridiiden u. a.) ist allerdings, wie ich oben zeigte, die Spurweite 3 kleiner als die Spurweite 2, hauptsächlich als Folge einer starken Längendifferenz zwischen diesen Beinpaaren. Damit wird tatsächlich eine für den Lauf günstige Lösung erreicht, indem das promovierte 3. Bein unter das removierte 2. greifen kann. Der Grund für das Längenverhältnis der Beine liegt hier aber in der Lokomotion am Faden; seine Bedeutung für den Lauf auf der Ebene kann nur als sekundär angesehen werden.

c) Der Kurvenlauf.

In welcher Weise verändert sich das Laufschema, wenn die Lokomotion von der geraden Richtung abweicht? Da alle Beine an dem in sich unbeweglichen Ceph ansetzen, kann der Kurvenlauf nicht auf Biegung des Körpers, sondern allein auf verschiedener Aktion der Beine beider Körperseiten beruhen. Abb. 23 zeigt in der Anordnung der Auftrittspunkte bei einem kurvenlaufenden *Drassodes signifer* ♀, der sich für diese Untersuchung besonders gut eignete, wie die Zusammenarbeit der Beine in diesem Falle erfolgt.

Eine Linkskurve kommt dadurch zustande, daß die Beine der linken Seite schwächer, d. h. mit kleinerer Schrittlänge, die der rechten stärker, d. h. mit größerer Schrittlänge, arbeiten. In dem angenommenen Falle wird z. B. das 2. Bein links weniger weit removiert, das 3. weniger promoviert. Links (Innenkurve) ziehen sich daher die Auftrittspunkte der alternierend arbeitenden Beine in der Laufrichtung auseinander, rechts (Außenkurve) schieben sie sich zusammen. Die Bewegung erfolgt aber wie sonst im Diagonalrhythmus; die aufeinanderfolgenden Auftrittspunkte eines Beines sind deshalb in der Innenkurve einander mehr genähert als außen.

Mit der verschieden starken Aktion der Beine auf beiden Körperseiten kann sich beim Kurvenlauf auch die Art des Auftretens ändern (s. Abb. 23). So kam bei dem genannten *Drassodes* in der Innenkurve der 3. Mt nicht mehr zur Bodenberührung, während beim Lauf in gerader Richtung und auf der Außenseite der Kurve immer die metatarsale Spur vom 3. Bein deutlich war.

In lateraler Richtung ist die Veränderung beim Kurvenlauf noch auffälliger. Die Spurweite der einzelnen Beinpaare selbst scheint sich gar nicht zu verändern. Groß ist nur die seitliche Verschiebung der Spuren der Beinpaare zueinander (Abb. 23 a). Bei Verbindung der aufeinanderfolgenden Auftrittspunkte jedes Beines (Abb. 23 b) zeigt sich, daß die hinteren Beine gegenüber den vorderen die Kurven gleichsam abkürzen.

Abb. 23. Kurvenspur eines *Drassodes signifer* ♀ (vgl. Text). Pfeil = Laufrichtung.

d) *Segestria senoculata* L.

Einen physiologisch abweichenden Lauftyp habe ich nur bei *Segestria senoculata* L. feststellen können. Die Laufspuren, die Spinnen dieser Art — untersucht wurden 4 ♀♀ und 1 ♂ — auf berußtem Papier hinterließen (Abb. 22 e, 24), unterschieden sich grundlegend von denen anderer Spinnen durch die Anordnung der Auftrittspunkte. Eine Erklärung war nur möglich, wenn man eine Abänderung des normalen Laufrhythmus annahm.

Sehr lange Beobachtungen am lebenden Tier ergaben die Bestätigung dieser Annahme. Es handelt sich jedoch nicht um einen völlig neuen Laufrhythmus derart, daß andere Beine als die diagonal stehenden synchron arbeiten, sondern nur um eine Verschiebung des normalen Rhythmus, eine „wave of motion in one set of diagonals“ im Sinne Dixons (1893), die von vorn nach hinten fort-

schreitet und auch bei steigender Laufgeschwindigkeit deutlich bestehen bleibt. Das hintere Bein arbeitet immer mit etwas Rückstand hinter dem vorderen; z. B. wenn das linke 1. Bein ganz promoviert ist, hat das linke 2. Bein die ihm dann zukommende Stellung (äußerste Remotion) noch nicht ganz erreicht, während das linke 3. Bein noch weiter als das 2. hinter der ihm dann zukommenden äußersten Promotion zurücksteht usw. Es arbeitet also — im Sinne des Diagonalrhythmus ausgedrückt — immer das hintere Beinpaar später als das vor ihm stehende, das 4. schließlich mit soviel Verspätung, daß es ungefähr gleichzeitig mit dem 1., aber nicht mehr alternierend im diagonalen Sinne, sondern gleichsinnig bewegt wird. Das linke 4. Bein wird also nicht removiert, wenn das 1. in Promotion begriffen ist, sondern beide werden ungefähr gleichzeitig pro- und removiert. Wenn die Spinnen den Lauf unterbrachen, konnte oft die entsprechende Stellung des 1. und 4. Beinpaares beobachtet werden, auf einer Seite beide promoviert, auf der anderen beide removiert. (Unter sich arbeiten die Beine eines Paares wie sonst diagonal, also alternierend.) Völlig synchron bewegen sich aber auch diese Beinpaare offenbar nicht; das 4. schien meist hinter dem 1. um eine ganz geringe Zeitdifferenz „nachzukommen".

Abb. 24 zeigt in 6 Einzelphasen das Laufschema einer mit geringer Geschwindigkeit laufenden *Segestria senoculata* (kombiniert aus direkter Beobachtung und Laufspur) über die Distanz von 2 Schritten. Bei hoher Laufgeschwindigkeit ist die Anordnung der Auftrittspunkte im Prinzip die gleiche (Abb. 22e) und nur in normaler Weise (s. S. 435) in der Laufrichtung verschoben. Wenn man den Grad der jeweiligen Pro- oder Remotion in 3 Stufen (beginnend, fortgeschritten, völlig) bezeichnet, so ergibt sich das auf S. 428 analysierte Bewegungsschema (vgl. damit Abb. 24).

Die morphologischen Gründe für dieses von anderen Spinnen abweichende Verhalten sind unschwer zu erkennen. Was *Segestria senoculata* L. auszeichnet, ist die Haltung des 3. Beinpaares, die besonders in der Schlupfwinkelstellung in Erscheinung tritt, wo die ersten 3 Beinpaare nach vorn und nur das letzte nach hinten gerichtet ist [1]). Rein morphologisch tritt das in der äußeren Übereinstimmung des 3. Beinpaares mit den beiden ersten hervor: Die Krümmung des Fe ist wie bei diesen vorn konkav: die dorsale Um-

1) Eine Darstellung der Schlupfwinkelstellung von *Segestria senoculata* L. findet sich bei Dahl (1913, p. 65). — Nach Gerhardt (1923) soll bei manchen *Clubiona*-Arten eine ähnliche Stellung vorkommen.

biegung des Ta im Mt-Gelenk ist nur am 4. Beinpaar deutlich, während sie bei anderen Spinnen am 3. und 4. gleich stark zu sein

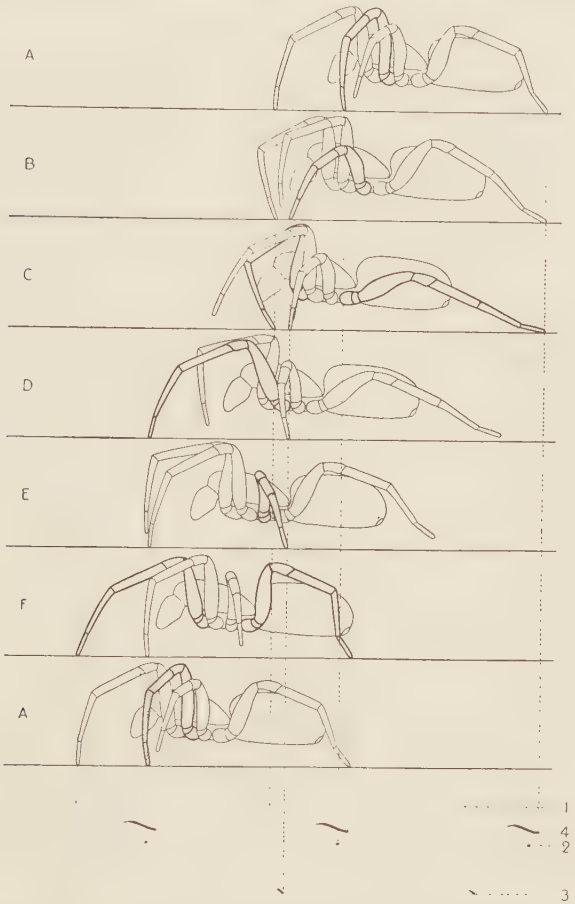

Abb. 24. *Segestria senoculata* L. Laufschema (zwei Schrittlängen) bei geringer Geschwindigkeit (ca. 8 –10 cm sec), dargestellt an den Beinen der linken Seite. Die jeweils ganz pro- oder removierten Beine sind hervorgehoben (vgl. Text). 3×.

pflegt. Auch die Stellung der Hüfte am Sternum weist mehr nach vorn als nach hinten (Abb. 25).

Diese Orientierung [1]) wirkt sich für das 3. Beinpaar beim Lauf

1) Für die biologische Bedeutung der Haltung des 3. Beinpaares bei *Segestria* sucht Savory (1935) eine Erklärung zu geben: „The first three pairs of legs are pointing forwards and only one pair backwards. This is an adaptation to tube-dwelling, for one pair of legs gives sufficient anchorage and the extra pair is a welcome addition to the active limbs."

	1. Bein	2. Bein	3. Bein	4. Bein
Lokomotionsphase A	Beginnende Remotion	Völlige Remotion	Fortgeschr. Promotion	Beginnende Remotion
„ B	Fortgeschr. Remotion	Beginnende Promotion	Völlige Promotion	Fortgeschr. Remotion
„ C	Völlige Remotion	Fortgeschr. Promotion	Beginnende Remotion	Völlige Remotion
„ D	Beginnende Promotion	Völlige Promotion	Fortgeschr. Remotion	Beginnende Promotion
„ E	Fortgeschr. Promotion	Beginnende Remotion	Völlige Remotion	Fortgeschr. Promotion
„ F	Völlige Promotion	Fortgeschr. Remotion	Beginnende Promotion	Völlige Promotion
„ A	wie oben			

so aus, daß es mehr nach vorn (ziehend) als nach hinten (schiebend) arbeitet. Es wird in Promotion relativ weit vorgebracht und unter Drehung bis wenig hinter die Senkrechte zur Körperachse removiert. Das steht im Gegensatz zu dem Verhalten bei anderen Spinnen, wo der Aktionswinkel des 3. Beinpaares viel mehr nach hinten gerichtet ist. Darin ist wohl der Grund für das abweichende Lokomotionsschema bei *Segestria* zu suchen. Würde nämlich die Beinbewegung streng dem Diagonalschema folgen, dann müßte das promovierte 3. Bein mit dem 2. zusammenstoßen, da sich beide Aktionswinkel hier stark überschneiden und außerdem die Ebene des promovierten 3. Beines eine zum Übergreifen des 2. ungünstige steile Stellung hat (Drehung der Beinebene bei *Segestria* s. S. 403). Tatsächlich macht aber das 2. Bein dem 3. Platz, indem es bereits mit der Promotion beginnt, noch ehe das 3. ganz promoviert ist. Dies kann sich in ähnlicher Weise auch vom 2. auf das 1. Bein auswirken, während für das 4. dieser Grund natürlich nicht vorliegt. Doch hat offenbar die Notwendigkeit einer Störung des Laufschemas bei einem Beinpaar zu einer weitergreifenden Veränderung bei allen geführt.

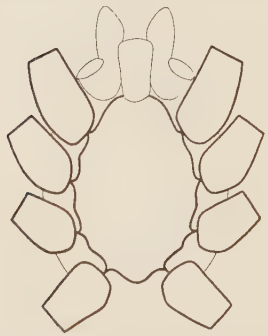

Abb. 25. *Segestria senoculata* L. Normale Stellung der Hüften am Sternum. 12 ×.

e) Funktioneller Ersatz fehlender Beine.

Kästner (1924) berichtet von einer *Lycosa*, die sich mit jederseits nur einem Bein noch „wie auf Krücken" vorwärtsbewegen konnte.

Einem *Philodromus laevipes* ♀ fehlten, als ich ihn fing, auf der linken Seite die 3 hinteren Beine. Er konnte so noch kurze Strecken ziemlich schnell (ca. 15 cm/sec) zurücklegen, kletterte dagegen an Kiefernborke sehr unbeholfen. Er autotomierte auch das 1. Bein links, als er daran mit der Pinzette festgehalten wurde, so daß nur noch die 4 Beine rechts vorhanden waren. Auch jetzt noch war die Spinne zu einer schnellen Lokomotion fähig, die wie gewöhnlich bei *Philodromus* stoßweise erfolgte, während in der Ruhe sofort die Flachstreckstellung eingenommen wurde. Die Laufrichtung war immer seitlich nach rechts, indem die 4 vorhandenen Beine in diagonalem Sinne ziehend arbeiteten. Außerdem traten die Taster voll in den Dienst der Lokomotion, indem auch sie sich beinähnlich bewegten, hauptsächlich aber den Körper beim Laufen hochhielten.

Ein anderes ♀ der gleichen Art lief noch auf 2 Beinen (2. links und 4. rechts) mit Unterstützung der Palpen. Es autotomierte beim Ergreifen auch die letzten Beine. Trotzdem konnte es sich noch — wenigstens einige Zeit — allein mit den Tastern vorwärtsziehen, wie es auch Bethe (1930) bei Opilionen beobachtete.

Natürlich muß das Fehlen vieler Beine sich ungünstig für die ganzen Lebensfunktionen auswirken. Daß der Verlust einzelner Gliedmaßen bei Spinnen die Laufgeschwindigkeit nicht wesentlich beeinträchtigt, ist bekannt. Nach Kästner (1924) wird in solchem Falle der normale Laufrhythmus beibehalten. Da diese Frage gerade in neuerer Zeit großes Interesse gefunden hat (s. Holst, 1935) und bei echten Spinnen noch nicht genauer untersucht wurde, seien einige Beobachtungen angeführt, die ich hierzu machen konnte und die eine Änderung im Koordinationsschema sicher ergaben.

Einer *Tegenaria derhami* juv. ♀ (K. L. 9,1) fehlte das 2. Bein links. Abb. 26 a gibt ihre Spur auf berußtem Substrat bei schnellem Lauf (15—20 cm/sec) wieder. Die Auftrittspunkte der Beine rechts zeigen die für eine schnell laufende *Tegenaria* normale Anordnung. Links ist die Spur des 4. Beines normal, die des 1. aber nach hinten, die des 3. um wenig nach vorn verschoben, wie Vergleiche mit Laufspuren intakter Spinnen derselben Art bewiesen. Das läßt sich allein durch eine mehr nach hinten oder vorn gerichtete Aktion des 1. bzw. 3. Beines nicht erklären. Es muß hier eine Störung des Diagonalrhythmus angenommen werden derart, daß das 1. Bein links früher, das 3. etwas später arbeiten, als es streng nach dem Schema erfolgen würde. Dieses „Nachkommen" des 3. Beines links hinter dem 1. ließ sich bei dem Tier selbst nicht sicher feststellen,

da die Laufgeschwindigkeit für genauere Beobachtungen meist zu groß war. Doch war bei einer *Trochosa ruricola* ♀, der ebenfalls das 2. Bein links fehlte, ein nicht synchrones Arbeiten des 1. und 3. Beines beim Lauf in diesem Sinne deutlich zu erkennen. Bei einer *Trochosa terricola* ♂ (2. Bein rechts fehlend) ließ sich auch noch bei raschem Lauf beobachten, daß das 3. Bein rechts hinter dem 1. nachkam. Wie die Laufspur zeigte, lag es hier allein an

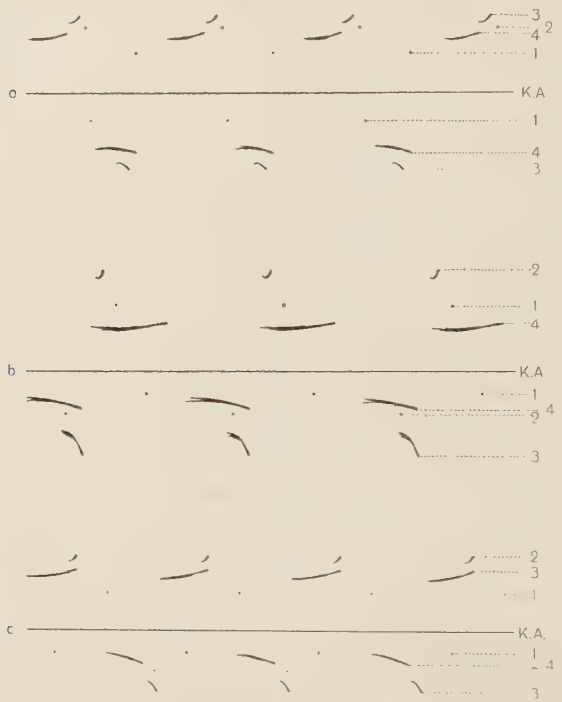

Abb. 26. Laufspuren einiger Spinnen, denen ein Bein fehlt. a *Tegenaria derhami* juv. ♀, 2. Bein links fehlt (schneller Lauf, 15—20 cm/sec). b *Tarentula inquilina* ♀, 3. Bein rechts fehlt (15 cm/sec). c *Tegenaria derhami* juv., 4. Bein rechts fehlt (10—12 cm/sec). K.A Lage der Körperachse. Natürl. Größe.

dem 1. Bein, das früher als normal bewegt wurde. Seine Auftrittspunkte waren außerdem deutlich von der Körperachse nach außen verschoben.

Eine *Tarentula inquilina* ♀, der das 3. Bein rechts fehlte, lief (bei ca. 15 cm/sec) wie Abb. 26b zeigt. Das fehlende Bein wird von dem 2. rechts ersetzt, das viel weiter seitlich als sonst auftritt. Andererseits nimmt das 1. Bein ungefähr die Stellung des 2. ein.

Zur Körperachse gesehen arbeiten alle Beine der rechten Seite mehr seitlich als die der linken. Bei Vergleich der Spuren beider Seiten erkennt man, daß außerdem eine Störung des Diagonalrhythmus vorliegen muß, die sich aber im wesentlichen auf das 1. und 2. Bein rechts beschränkt. Während rechts das letzte Bein sich gegenüber denen der linken Seite streng im diagonalen Sinne verhält, arbeitet das 2. etwas zu spät, das 1. zu früh. Diese Abweichungen waren hier auch bei direkter Beobachtung des Laufens sehr gut zu erkennen.

Der Verlust des 4. Beines rechts wirkte sich beim Lauf einer *Tegenaria derhami* juv. (K. L. 6,2) in folgender Weise aus (Abb. 26c): Das fehlende 4. Bein wird funktionell vom 3. ersetzt, welches weiter als sonst nach hinten gerichtet arbeitet und — durch die größere Belastung tritt auch der 3. Mt auf — eine Spur erzeugt, die der des 4. Beines links sehr ähnlich ist. Noch weiter außen liegt der Angriffspunkt des 2. Beines rechts, das wie im vorigen Falle sich viel seitlicher als sonst bewegt und z. T. das 3. Bein vertritt. Abweichungen vom Laufrhythmus waren hier weniger deutlich.

Diese Beispiele, die durch wiederholte Versuche bestätigt wurden, beweisen 1. wie plastisch sich das gesamte Laufschema auch hier den veränderten Bedingungen gegenüber zeigt, 2. daß schon der Mangel eines Beines zu einer deutlichen Störung des normalen Laufrhythmus führen kann, die sich dann allerdings auf die eine betroffene Körperseite zu beschränken scheint. In der großen Anpassungsfähigkeit, die Spinnen im Gebrauch ihrer Beine zeigen, liegt der Grund dafür, daß der Mangel eines oder weniger Beine die Lauffähigkeit fast gar nicht ungünstig beeinflußt. Am notwendigsten scheint der funktionelle Ersatz des 3. und 4. Beines zu sein, da sie hauptsächlich den Körper tragen. In diesem Sinne, das fehlende Bein zu ersetzen, wirkt 1. die Veränderung im Laufrhythmus und 2. die veränderte Beinhaltung.

Sehr schöne Ergebnisse wurden auf diesem Gebiet durch Amputationsversuche bereits bei Insekten, Crustaceen und Opilionen erzielt (vgl. Holst, 1935), wo der Mangel von Beinen zu ganz bestimmten Umstellungen des Laufrhythmus führt. Die von mir an Araneen beobachteten Fälle betrafen nur den Verlust eines Beines. Die Frage der verschiedenen Koordinationsmöglichkeiten könnte erst durch in größerem Maßstab durchgeführte Amputationsversuche geklärt werden.

V. Schrittlänge und Laufgeschwindigkeit.

Die Schrittlänge wurde nach den Spuren auf berußtem Substrat gemessen. Die Entfernung zwischen zwei aufeinanderfolgenden Auftrittspunkten eines Beines bedeutet einen Doppelschritt, also zwei Schrittlängen. Die Geschwindigkeit dabei wurde meist durch Mitzählen geschätzt; das erschien mir richtiger als eine genaue Zeitnahme mit der Uhr, weil die Laufgeschwindigkeit über längere Strecken nicht gleich zu bleiben pflegt. Es kam mir nicht auf Feststellung von Durchschnittsgeschwindigkeiten an, sondern darauf, wie schnell die Spinnen liefen, wenn sie das berußte Papier überquerten. Nur bei langsam und gleichmäßig laufenden Arten wurde die Geschwindigkeit gemessen.

Genaue Angaben über Geschwindigkeit und Schrittlänge finden sich nur bei Kästner (1924) für *Lycosa saccata* ♂, *Clubiona* juv. und *Aranea diadema* ♀[1]). Nach zahlreichen Messungen, die ich an Spinnen verschiedener Familien ausführte, steigt die Schrittlänge bei größerer Geschwindigkeit ganz bedeutend an (Tab. 8)[2]).

Als Schwankungen der Schrittlänge entsprechend verschiedener Laufgeschwindigkeit seien ferner erwähnt: bei *Aranea diadema* ♀ (K. L. 13,8) 7,5—10,5; *Amaurobius fenestralis* ♀ (K. L. 8,7) 4,6—6,5; *A. claustrarius* ♀ (K. L. 7,8) 4,2—5,5; *Tegenaria derhami* juv. (K. L. 5,7) 5,9—8,0; *Zelotes subterraneus* ♀ (K. L. 6,2) 5,5—8,0; *Gnaphosa bicolor* ♀ (K. L. 6,9) 4,5—6,5; *Lephthyphantes mengei* ♀ (K. L. 2,2) 1,95—2,4; *Oxyopes ramosus* ♂ (K. L. 6,3) 5,5—6,5; *Philaeus chrysops* ♀ (K. L. 8,0) 4,1—5,1.

Bei gleichmäßiger Geschwindigkeit ist auch die Schrittlänge gleichmäßig. *Micrommata* und *Philodromus* laufen, wenn sie nicht ermüdet sind, immer relativ schnell. Daher wechselt ihre Schrittlänge auch wenig, z. B. bei einer *Micrommata viridissima* ♀ (K. L. 9,6) von 9,7—11,0, bei einem *Philodromus elegans* ♀ (K. L. 6,3) von 7,2 bis 8,5. Bei *Atypus affinis* Eichw. ist nur das vagabundierende ♂ zu einer größeren Steigerung seiner Geschwindigkeit und Schrittlänge (6,4—9,6) fähig, während die röhrenbewohnenden ♀♀ sehr gleich-

1) Olshausen (Geschwindigkeiten in der organischen und anorganischen Welt, Hamburg, 1903) macht einige Angaben über Laufgeschwindigkeit bei Spinnen, wobei aber nicht zu ersehen ist, um welche Arten oder Familien es sich handeln könnte, da nur die Körpergröße angeführt wird.

2) Diese Tatsache wurde von Kästner nicht berücksichtigt. Er schließt z. B. bei einer mit 7,75 cm/sec Geschwindigkeit laufenden *Aranea diadema*, die bei langsamem Lauf (4 cm/sec) 4 Schritte pro Sekunde machte, auf eine entsprechende Schrittzahl von fast 8 pro Sekunde.

Tabelle 8. Geschwindigkeit und Schrittlänge.

	K.L.	Geschwindigkeit in cm/sec	Messungen Strecke in mm	Messungen Schritte	Schrittlänge in mm
Drassodes signifer ♀	6,5	4—5	71	14	5,1
		12—14	230	32	7,2
Pterotricha cinerea ♀	6,2	7—8	82	20	4,1
		ca. 20	101	14	7,2
Zelotes subterraneus ♂	5,8	3—4	95	20	4,7
		7—9	95	18	5,3
		15—18	108	14	7,7
Thanatus formicinus ♀	7,6	ca. 10	140	20	7,0
		ca. 25	89	8	11,1
Xysticus viaticus ♀	6,2	1,5—2	90	22	4,1
		ca. 4	105	22	4,8
		7—8	159	30	5,3
Agroeca brunnea ♀	6,3	4—5	86	16	5,4
		25—30	236	24	9,8
Clubiona subsultans ♂	7,1	8	118	20	5,9
		ca. 15	58	8	7,3
Liocranum rupicola ♀	7,1	18—22	85	16	5,3
		35—40	244	24	10,2
Pellenes tripunctatus juv.	4,2	2,5	29	16	1,8
		ca. 5	53	20	2,65
Harpactes rubicundus juv.	6,0	4	94	26	3,6
		6—8	143	34	4,2
		12—15	82	16	5,1
		ca. 20	96	16	6,0
Segestria senoculata ♀	7,5	3—4	48	14	3,4
		6—7	57	12	4,7
		13—15	95	18	5,3
		ca. 20	85	14	6,1
		ca. 25	143	22	6,5
		30—35	88	12	7,3
Dictyna uncinata ♀	2,9	1,5—2	53	32	1,65
		3,5	101	48	2,1
Pholcus opilionides ♀	4,2	4—5	105	14	7,5
		ca. 11	84	8	10,5
Theridium tepidariorum ♀	5,5	2,5	49	10	4,9
		5—6	137	18	7,6
Lephthyphantes mansuetus ♀	2,3	1,5	40	26	1,54
		ca. 4	72	30	2,4
Lephthyphantes nebulosus ♀	4,6	8—10	115	18	6,4
		14—15	119	16	7,4
		ca. 25	188	20	9,4
Linyphia montana ♀	6,4	5—6	104	18	5,8
		18—20	160	18	8,9

Tabelle 8. (Fortsetzung).

	K.L.	Geschwindigkeit in cm/sec	Messungen Strecke in mm	Messungen Schritte	Schrittlänge in mm
Tapinopa longidens ♀	3,0	2	84	40	2,1
		6—7	77	22	3,5
Centromerus pabulator ♂	2,4	2—3	80	40	2,0
		6—7	78	24	3,25
Aranea foliata ♀	8,2	4—5	153	20	7,6
		8	256	28	9,1
Zilla litterata ♀	7,3	2—2,5	54	12	4,5
		3—4	65	12	5,4
		6	99	14	7,1
Tetragnatha obtusa ♀	3,5	3,5	147	42	3,5
		ca. 5	84	20	4,2
Tegenaria atrica ♀	11,3	6—7	121	12	10,1
		25—30	161	12	13,4
Eresus niger ♀	13,8	4	111	20	5,6
		5—6	95	14	6,8
		7—8	180	24	7,5
Lycosa riparia juv.	3,3	5—8	109	34	3,2
		10—13	86	22	3,9
Tarentula barbipes ♀	9,3	5—7	109	14	7,8
		ca. 12	252	16	9,7

mäßig und langsam laufen (Schrittlänge bei einem ♀ 7,7—8,1). Die meisten Netzspinnen haben zwar eine sehr konstante normale Geschwindigkeit und Schrittlänge; sie können aber ihre Leistungen erheblich steigern. Jagdspinnen können bei schnellem Lauf bis über doppelt so große Schritte machen als bei geringer Geschwindigkeit. Bei einer *Segestria senoculata* stieg bei Verzehnfachung der Geschwindigkeit die Schrittlänge auf das Doppelte; bei einem *Liocranum rupicola* ♀ mit relativ kleinem Abd steigerte sich beides fast proportional.

Die absolut größte Schrittlänge maß ich bei einer *Tegenaria ferruginea* ♂ (K.L. 11,2), nämlich durchschnittlich 19,3 bei 25 bis 30 cm/sec Geschwindigkeit. Bei einem ungefähr gleich schnell laufenden *Dolomedes fimbriatus* ♂ betrug sie durchschnittlich 18,7. Ein *Amaurobius ferox* ♂ machte bei 30—35 cm/sec Geschwindigkeit Schritte von 18—19, eine *Tarentula inquilina* ♂ (K.L. 10,3) bei mehr als 30 cm/sec Geschwindigkeit Schritte von durchschnittlich 16,1. Bei *Pholcus opilionides* ♀ betrug die Schrittlänge maximal nur 10,5.

Vergleicht man die Schrittlänge bei hoher Geschwindigkeit mit der Beinlänge, so zeigt es sich, daß sie diese z. T. übertrifft

(Tab. 9). Der Beugungsfähigkeit der Gelenke nach wäre es möglich, daß die aktive Schrittlänge größer als die Länge eines

Tabelle 9. Beinlänge und maximale Schrittlänge.

	Schrittlänge maximal	Beinlänge (inkl. Cx)			
		1.	2.	3.	4.
Liocranum rupicola ♀	10,2	9,1	8,8	8,3	11,1
Agroeca brunnea ♀	9,8	9,1	8,6	8,1	11,3
Segestria senoculata ♀	7,3	7,4	7,0	6,1	6,4
Tarentula inquilina ♂	16,1	17,5	16,5	15,3	19,6
Amaurobius ferox ♂	19,0	23,7	19,0	16,1	19,4
Lephthyphantes nebulosus ♀	9,4	12,1	10,8	8,2	10,8

Beines ist; z. B. könnte das 1. Bein aus seiner gestreckten promovierten Haltung ventral so weit gebeugt werden, daß sein Ta noch hinter der Cx den Boden berührt. Eine so starke Aktion der Beine würde aber allen Beobachtungen über die Bewegung der Gelenke beim Lauf widersprechen. Man muß vielmehr annehmen, daß außer durch verstärkte Beugung, Streckung und Drehung der Beine die Schrittlänge noch stark vergrößert wird, indem der Körper durch die schnelle, kräftige Remotion der vier zusammenarbeitenden Beine einen solchen Vorschub erhält, daß er eine kurze Strecke ohne jede Bodenberührung nach vorn fliegt, ehe die anderen vier in Promotion begriffenen Beine zum Auftreten kommen; d. h. der „Gang" geht in den „Lauf" über. (Die Anwendung dieser dafür gebräuchlichen Ausdrücke vermeide ich, da eine Grenze zwischen beiden hier kaum zu ziehen ist und man dann z. B. bei einer Kreuzspinne und anderen Netzspinnen nie vom Lauf sprechen könnte.) Während beim langsamen Lauf („Gang") die vier promovierten Beine schon im Augenblick äußerster Remotion der vier anderen das Substrat berühren, tritt dies hier durch den auf jede Remotion der Beine folgenden Sprung [1]) erst später und weiter vorn ein. Der Beweis dafür ließ sich durch Vergleich der Laufspuren bei geringer und hoher Geschwindigkeit erbringen.

Bei der Spur einer schnellaufenden Spinne sind die Auftrittspunkte der hinteren Beine gegenüber denen der vorderen in der Laufrichtung gleichsam nach vorn auseinandergezogen; vgl. die Spur eines langsam laufenden *Coelotes* (Abb. 22 a) und die einer schnellaufenden *Tegenaria* (Abb. 26 a, Beine der rechten Seite), die bei gleicher Geschwindigkeit eine ähnliche Anordnung der Auftritts-

1) Der eigentliche Sprung bei Spinnen erfolgt auf andere Weise (s. S. 446).

punkte zeigen. Tatsächlich sind auf jeder Seite die des 1. und 3. Beines gegen die des 2. und 4. verschoben, während diese unter sich den Abstand nur wenig verändern. Es kann dafür zwei Gründe geben, die sich beide in gleicher Weise auswirken: 1. Der Aktionsbereich der Beine ist größer, d. h. sie werden weiter re- bzw. promoviert. 2. Durch die infolge der höheren Bewegungsfrequenz bei schnellem Lauf auch schnellere Remotion der vier entsprechenden Beine erfolgt bis zum Aufsetzen der vier anderen ein Sprung

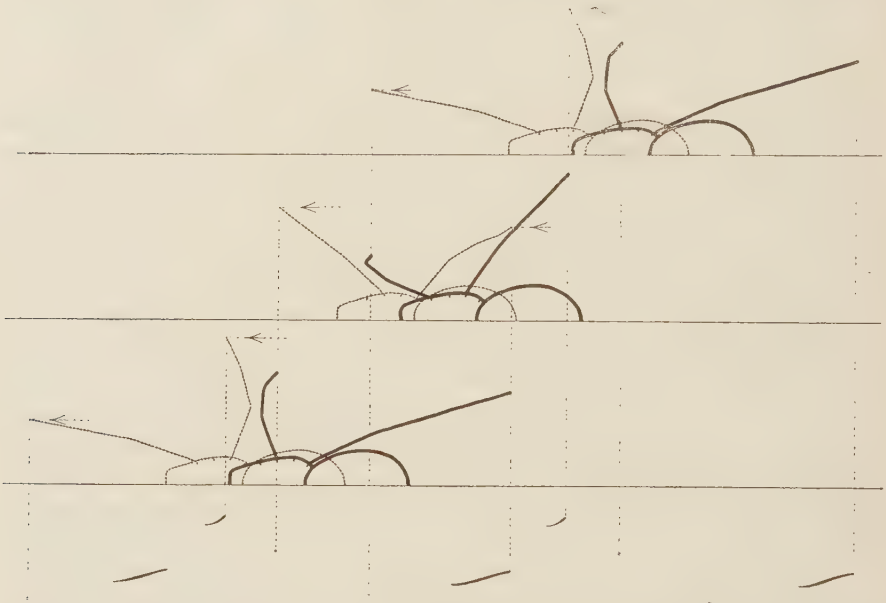

Abb. 27. Laufschema und Laufspur einer schnellaufenden Spinne (normaler Lauftyp), dargestellt an den Beinen der rechten Seite. Stark ausgezogen = die nach dem Diagonalrhythmus zusammenarbeitenden Beine (1. und 3. bzw. 2. und 4.) im Augenblick äußerster Remotion. Punktiert = die anderen dann ganz promovierten Beine im Augenblick des Auftretens (vgl. Text).

(Abb. 27). Mit Sicherheit kann man auf solche passive Vergrößerung der aktiven Schrittlänge schließen, wenn in der Laufspur auf einer Seite der Abstand vom Auftrittspunkt des 4. Beines (removiert gedacht) bis zu dem entsprechenden des 1. Beines (promoviert gedacht) größer ist als die am Tier meßbare Entfernung von der Spitze des gestreckten 1. bis zur Spitze des gestreckten 4. Beines derselben Körperseite (Tab. 10). Würde ein „Springen" nicht stattfinden, dann dürfte die erstgenannte Entfernung (Abstand A) keines-

Tabelle 10.

	Laufgeschwindigkeit in cm/sec	Abstand A (gemessen an der Laufspur)	Abstand B (gemessen am Tier)
Tarentula inquilina ♂	30—35	49 mm	41,5 mm
Agroeca brunnea ♀	25—30	30,3 „	21,5 „
Liocranum rupicola ♀	35—40	31,5 „	21,6 „
Zelotes subterraneus ♀	über 20	22,7 „	16,8 „
Amaurobius ferox ♂	35—40	53 „	45,6 „
Micrommata viridissima ♀	25—30	32,8 „	29,4 „

falls größer sein als die zweite (Abstand B), wenn man nicht ein völliges Abweichen vom Diagonalrhythmus annehmen will, was gerade bei hoher Laufgeschwindigkeit am wenigsten begründet wäre.

Dieses Ablösen aller Beine vom Substrat findet offenbar nur bei sehr schnellem Lauf statt[1]). Wenn eine Spinne durch erhöhte Frequenz des Bewegungsrhythmus und stärkere Aktion (Beugung, Streckung, Drehung) ihrer Beine die Geschwindigkeit steigert, wird zunächst infolge der tiefen Körperlage ein „Springen" noch nicht eintreten, sondern erst bei wirklich großer Schnelligkeit. Ich glaube, daß besonders an den vorderen Beinpaaren hierbei die von Gaubert (1892) hervorgehobene federnde Wirkung der Mt-Scheide (dorsal vom Mt-Gelenk) eine gewisse Rolle spielt. Von Bedeutung ist außerdem das Körpergewicht. Bei Spinnen wie z. B. Argiopiden, Theridiiden und vielen Thomisiden, die maximal meist weniger als 10 cm pro Sekunde zurücklegen, kann die gesteigerte Frequenz kaum zu einem Ablösen aller Beine vom Substrat zwischen den einzelnen Schritten führen, besonders da hier die hinteren Beine relativ stark belastet und selbst schwach sind. Bei ihnen wird die Schrittlänge in erster Linie durch stärkere Beugung, Streckung und Drehung der Beine vergrößert. Ist dagegen der Körper leicht, dann kann die Remotion der Beine schneller zu einem „Springen" führen. Die größten Schrittlängen wurden daher besonders bei ♂♂ gemessen (s. oben).

Die Geschwindigkeit der schnellsten von mir untersuchten Spinnen ging bis ca. 50 cm/sec. Für *Lycosa saccata* L. Koch gibt Kästner (1924) 40 cm/sec als Maximum an. Im Freien wird die Schnelligkeit oft durch die Unebenheit des Substrates erheblich gehemmt. Gerade das gleichmäßige Einhalten eines Laufschemas, wie es auf völlig ebenem Substrat möglich ist, gestattet die Anwendung der höchsten Laufgeschwindigkeit.

1) Bekanntlich spielt es bei Tieren mit höherer Körper- und mehr senkrechter Beinhaltung (z. B. Säugetiere) eine sehr große Rolle beim Lauf.

Die Schrittzahl pro Sekunde, die sich aus Geschwindigkeit und Schrittlänge ergibt, ist oft sehr groß [1]); sie ist natürlich temperaturabhängig. Eine *Xerolycosa nemoralis* lief auf einer heißen Asphaltstraße 2 m in 5 Sekunden (also mit 40 cm/sec Geschwindigkeit); ein *Zelotes subterraneus* erreichte auf einem heißen Sandweg 25—30 cm/sec Geschwindigkeit. Das bedeutet für beide Spinnen bei Vergleich mit der für diese Schnelligkeit — gegenüber später ausgeführten Messungen — erhöht anzunehmenden Schrittlänge eine Schrittzahl von 30—40 pro Sekunde; jedes Bein bewegt sich also 15—20 mal in der Zeiteinheit hin und her. Ein *Liocranum rupicola* ♀ lief mit bis 40 cm/sec Geschwindigkeit (Schrittlänge dabei durchschnittlich 10,2; Schrittzahl also knapp 40 pro Sekunde). Eine *Tarentula inquilina* ♂ flüchtete auf relativ glattem, trockenem Boden mit 30 cm/sec Geschwindigkeit (Schrittzahl ca. 20). Eine *Tegenaria ferruginea* ♂ lief 2,30 m in knapp 5 Sekunden, erreichte aber trotz der sehr hohen Geschwindigkeit von fast 50 cm/sec nur eine Schrittzahl von ca. 25. Eine *Textrix denticulata* ♂ zeigte in ihrer Maximalgeschwindigkeit von 30 cm/sec bei einer gemessenen Schrittlänge von 5,5 die sehr hohe Schrittzahl von über 50 pro Sekunde und damit eine Bewegungsfrequenz jedes Beines von mindestens 25 pro Sekunde. *Dolomedes fimbriatus* L. kann auf der Flucht und beim Beutefang kurze Strecken sehr schnell zurücklegen, ähnlich *Clubiona*, *Micrommata*, *Philodromus* u. a.

Unter den Netzspinnen laufen außer den Ageleniden besonders die Linyphiiden sehr schnell, z. B. *Lephthyphantes nebulosus* bis 30 cm pro Sekunde (Schrittzahl 25—30). Eine *Aranea foliata* erreichte maximal eine Schrittzahl von nur 9 pro Sekunde, während eine sehr kleine *Zilla* juv. (K. L. 1,5) bei 1,7 cm/sec Geschwindigkeit (gemessen) und 0,85 mm Schrittlänge auf genau 20 Schritte pro Sekunde kam.

Da die Schrittlänge, als der außer der Frequenz die Geschwindigkeit bestimmende Faktor, selbst von anderen, hauptsächlich von der Beinlänge, abhängig ist, so gilt diese Abhängigkeit auch für die Geschwindigkeit. Relativ kurzbeinige Arten (*Eresus*, *Atypus*, *Hyptiotes*, viele Springspinnen) laufen langsam. Aber auch die Arten mit den relativ längsten Beinen sind nur schlechte bis mittelmäßige Läufer, weil sie keine hohe Schrittzahl erreichen. Bei *Pholcus opilionides* Schrank lag das Maximum bei 11 cm/sec (Schrittzahl 10

1) Kästner kam bei *Lycosa saccata* dadurch, daß er die Steigerung der Schrittlänge nicht berücksichtigte, zu einer zu hohen Schrittzahl.

bis 11); große *Tetragnatha solandrii* ♀♀ (durchschnittliche Beinlänge ca. 17) kamen nur auf eine Geschwindigkeit von 14—15 cm/sec.

Wichtiger noch als die absolute Beinlänge ist das Verhältnis in der Länge der 4 Beinpaare untereinander, also die Beinformel. Nach dem, was ich früher über die einzelnen Beinpaare sagte, ist für die Funktion des 4. Beines eine große Länge besonders günstig, weil dadurch sein Aktionsbereich weiter hinten liegt. Das 3. Bein ist durch Drehung zur relativ größten Schrittlänge fähig, es kann daher am kürzesten sein. Ähnlich ist es bei dem auch gedrehten 2. Bein, während das 1. fast nur durch Beugung arbeitet und daher einer größeren Länge bedarf. Allein aus dieser Überlegung heraus ist die Formel 4 : 1 : 2 : 3 als die Beinformel anzusehen, die den Anforderungen am besten entspricht, die der Lauf an eine Spinne stellt. Diese Beinformel ist bei gut laufenden Spinnen vorherrschend. Sie gilt (mit geringen Abweichungen) besonders für Lycosiden, Pisauriden (*Pisaura* 4 : 2,1 : 3), Drassiden, Clubioniden (*Chiracanthium* und *Anyphaena* 1 : 4 : 2 : 3), Ageleniden u. a. Unter den Jagdspinnen fallen besonders die Thomisiden und Salticiden heraus. Bei ersteren (z. T.) hat die Anpassung der Vorderbeine an den Beutefang, bei letzteren die der Hinterbeine an den Sprung (s. S. 449) zu einer Erweiterung ihrer Funktion und damit zu einer anderen Beinformel geführt. Bei Dysderiden ist das 1. Beinpaar am längsten. Auf die Beinlänge bei Netzspinnen komme ich bei Besprechung der Lokomotion am Faden zurück.

Von Wichtigkeit ist ferner eine gewisse Ausgeglichenheit in der Länge der Beine; auf die Nachteile einer zu starken Verkürzung des 3. Beinpaares wurde bereits (S. 423) hingewiesen. Durch die Kürze eines Beines wird die Schrittlänge von allen und damit die Geschwindigkeit herabgesetzt. Bei *Tetragnatha* beträgt die Länge des 3. Beines nur ein Drittel der des vordersten; die Beanspruchung beim Laufen ist daher für beide ganz verschieden groß. Bei einem Teil der Thomisiden kann wegen der Kürze der letzten Beinpaare die Aktionsfähigkeit der langen vorderen gar nicht voll zum Laufen ausgenutzt werden. Die Schrittlänge einer *Misumena calycina* ♀ (Länge des 1. und 2. Beines 10,7) betrug bei der Höchstgeschwindigkeit der Spinne von 7—8 cm/sec nur 5,4, während eine *Trochosa ruricola* ♀ mit ungefähr gleicher Länge des 1. und 2. Beines (11,0 bzw. 10,3) bei gleicher Geschwindigkeit Schritte von 7,8 machte und daher nur eine geringere Frequenz anzuwenden brauchte. Bei den typischen Netzspinnen ist zwar das 4. Bein länger als das 3.; es bleibt aber meist erheblich hinter den vorderen zurück.

Tabelle 11 zeigt das Längenverhältnis der Beine bei einigen der besten Läufer aus neun verschiedenen Familien. Übereinstimmend ist der Längenunterschied bei den 3 vorderen Beinpaaren gering (vgl. damit Tab. 16) und zwar nicht allein innerhalb der Beinformel 4 : 1 : 2 : 3, sondern auch bei anderen.

Tabelle 11. Relative Beinlänge (auf das 1. Bein bezogen) bei guten Läufern (♀♀).

	1.	2.	3.	4.
Lycosa agrestis	100	99	100	140
Xerolycosa nemoralis	100	98	99	141
Tarentula fabrilis	100	96	94	119
Pisaura listeri	100	102	85	108
Dolomedes fimbriatus	100	100	93	118
Agelena labyrinthica	100	98	97	128
Coelotes terrestris	100	92	86	107
Tegenaria atrica	100	88	82	104
Textrix denticulata	100	100	100	121
Oxyopes ramosus	100	93	82	90
Clubiona holosericea	100	102	88	115
Agroeca brunnea	100	93	90	126
Liocranum rupicola	100	97	91	122
Segestria senoculata	100	97	84	90
Zelotes petrensis	100	92	80	116
Drassodes signifer	100	90	82	114
Micrommata viridissima	100	106	86	105
Thanatus formicinus	100	106	96	103

VI. Körperhaltung.

Die Körperlage beim Laufen ist meist schräg, da der Hinterleib dem Substrat mehr genähert ist als der durch die Extremitäten gestützte Ceph. Als Entfernung des Körpers (am tiefsten Punkt) vom Boden schätzte ich bei den meisten unserer Spinnen Werte, die zwischen 0,5 und 3,0 mm liegen. Die Länge der Beine ist dafür weniger maßgebend. Bei kurzbeinigen Spinnen werden die Femora flach gehalten und dadurch der Körper gehoben: Geschätzte Entfernung des Abd vom Substrat beim Laufen in mittlerer bis hoher Geschwindigkeit bei *Heliophanes cupreus* ♀ 0,5, *Dictyna viridissima* ♀ 0,8, *Eresus niger* ♀ 1,0, ♂ 2,5, *Hyptiotes paradoxus* ♀ 0,3). Bei langbeinigen Arten hängt der Körper gleichsam in den steil gehaltenen Schenkeln: *Pholcus opilionides* ♀, ♂ 3—4, *Tegenaria atrica* ♀ 3, *T. ferruginea* ♂ 2—3, *Theridium redimitum* ♀ 2, *Linyphia marginata* ♀ 2, *Ero tuberculata* ♂ 0,5—1). Die Höhe der Körperhaltung sinkt bei geringer Laufgeschwindigkeit; beim Anhalten wird der Körper oft sofort dem Boden aufgelegt.

Citigraden tragen ihren Körper relativ am höchsten: *Dolomedes fimbriatus* ♂ 3—4, *Pisaura listeri* ♀ 3—4, *Xerolycosa nemoralis* ♀ 3—4, *Tarentula fabrilis* ♂ 3,5—4, bei anderen z. T. geringer. Bei ihnen ist eine flache Haltung der Schenkel mit einer relativ großen Beinlänge verbunden. Auffällig ist die hohe Körperhaltung besonders bei Lycosiden ♀♀ mit Eikokon (s. S. 398). „La femelle l'attache (den Eikokon) aux filières de son abdomen qu'elle a soin de relever très haut, lorsqu'elle sort du terrier, en soutenant le cocon avec la 4. paire des pattes pour que le fardeau precieux n'atteigne pas le sol" (Wagner, 1894). Da der Schwerpunkt durch den Eikokon weit nach hinten verlagert ist, muß sich bei diesen Spinnen die Leistung des letzten Beinpaares erheblich steigern. Als eine Anpassung daran ist seine relativ große Länge (bes. bei *Lycosa*, *Xerolycosa*) anzusehen: der Längenquotient des 4. Beines (Länge des 4. Beines: Durchschnittslänge aller Beine) beträgt bei Lycosa ungefähr 1,35. Doch sind auch die anderen Beine durch mehr abwärts gerichtete Stellung der Schenkel an der Höhe der Körperhaltung beteiligt (Abb. 28).

Abb. 28. *Trochosa ruricola* ♀ mit Eikokon in Laufstellung. 1,7×.

Ein dauerndes Schleifen des Körpers auf dem Substrat beim Laufen findet nur ausnahmsweise bei solchen Spinnen statt, die sich unter normalen Verhältnissen anders als auf dem Substrat laufend vorwärtsbewegen.

Bei vor der Eiablage stehenden ♀♀ einiger Netzspinnen (*Aranea angulata* L., *A. diadema* L., *Theridium tepidariorum* C. L. Koch) war der Hinterleib so stark vergrößert, daß ihn die hinteren Beinpaare infolge der starken Behinderung ihrer Beweglichkeit nicht mehr beim Laufen hochhalten konnten. Eine Kreuzspinne, die vor dem Ablegen der Eier den Hinterleib fast dauernd beim Laufen schleifte, trug ihn bei einem nach erfolgter Eiablage angestellten Versuch an der tiefsten Stelle durchschnittlich 2—3 mm hoch über dem Substrat. — Aus gleichen Gründen war die Körperhaltung bei einigen Thomisiden ♀♀ (*Pistius truncatus* Pall., *Philodromus aureolus* Cl., *Thanatus sabulosus* Menge) eine sehr tiefe, ohne daß aber die Berührung mit dem Substrat dauernd anhielt.

Alle untersuchten Stücke von *Atypus affinis* Eichw. (außer reifen ♂♂) schleiften beim Laufen das Abd auf dem Substrat, was sich aus der Anpassung dieser Spinne an die Lokomotion in der

Röhre erklärt. Durch die Kürze der distalen Beinglieder (s. S. 467) und durch die auch in der Stellung der Hüften deutlich hervortretende Orientierung der Beine (besonders des 2. und 3.) zu einer mehr dorsal gerichteten Aktion kann trotz flacher Schenkelhaltung der Körper beim Lauf nicht frei über das Substrat erhoben werden; anders das vagabundierende ♂, das immer mit einer hohen Körperhaltung läuft.

Zur Körperhaltung bei *Argyroneta aquatica* L. bemerkt Poujade (1888) „le corps est assez élevé". Nach meinen Beobachtungen ist aber gerade bei der Wasserspinne die Höhe der Körperhaltung beim Lauf sehr variabel. Einige Tiere (besonders ♂♂) trugen den Körper völlig frei erhoben, während andere mit den Spinnwarzen fast ununterbrochen am Boden schleiften [1]). Daneben war sogar gelegentlich bei dem gleichen Tier eine ganz verschieden hohe Körperhaltung zu konstatieren. Eine kleine *Argyroneta* juv., die bei Untersuchungen in den ersten Tagen nach dem Fang beim Laufen fast dauernd mit dem Ende der Spinnwarzen den Boden berührte, lief nach zweimonatiger Gefangenschaft an der Luft [2]) mit durchschnittlich viel höherer Körperhaltung (0,5 –1,0 mm). Der Grund für das ungleiche Verhalten bei *Argyroneta* scheint mir weniger in der mehr dorsalen Beinhaltung beim Schwimmen, das unter natürlichen Verhältnissen

1) Wie alle Spinnen, die mit tiefer Körperhaltung laufen, berühren auch bei *Argyroneta* die Taster oft den Boden. Schollmeyer (1914) schließt daraus auf eine lokomotorische Funktion dieser Gliedmaßen als eines 5. Paares von Laufextremitäten. Damit wird die Rolle, die die bei allen Araneimorphen gegenüber den Beinen nur sehr kleinen Taster bei der Lokomotion spielen, auch hier bei weitem zu hoch eingeschätzt. Nach meinen Beobachtungen können sie in stützendem Sinne beim Laufen in Aktion treten, wenn die Vorderbeine hauptsächlich zum Tasten gebraucht werden (z. B. *Harpactes rubicundus* C. L. Koch), in ähnlichem Sinne und als lokomotorischer Notbehelf beim Mangel einer größeren Anzahl von Beinen (s. S. 429) und besonders bei der Lokomotion am Faden (s. S. 477). Das Berühren des Substrates beim Laufen, das auch bei *Argyroneta* nicht anders erfolgt als bei anderen Spinnen, hat jedoch hauptsächlich eine sinnesphysiologische Bedeutung. Durch die Beine — besonders das 1. Beinpaar ist über seine Tastfunktion hinaus ein wichtiges Wahrnehmungsorgan (s. Blumenthal, 1935) — findet beim Laufen eine Erkundung mehr der seitlichen Umgebung statt. Der nahe der Laufachse liegende Teil, der auch vom 1. Beinpaar meist nicht erfaßt wird, erfährt erst durch die Taster eine genauere Untersuchung. Bei größerer Laufgeschwindigkeit, wo die Sinnesfunktion der Beine hinter der lokomotorischen zurücktritt (s. S. 393), kommen auch die Taster meist gar nicht mehr zur Bodenberührung; daß dies trotzdem oft noch bei *Argyroneta* eintritt, ist sekundär nur aus einer tiefen Körperhaltung zu erklären, deren Gründe ich darlegte. Zwei ♂♂, die ihren Körper beim Laufen ziemlich hoch hielten, berührten mit den Tastern nur selten und sehr flüchtig den Boden.

2) Diese Spinne hielt ich 4 Monate in einem trocknen Glasbehälter, worin sie wie andere Spinnen getränkt und gefüttert wurde; damit bestätigte sich die schon mehrfach (Poujade, Stadler, Bail) erwähnte Tatsache, daß *Argyroneta* sehr gut an der Luft leben kann. In der ganzen Zeit häutete sich die Spinne nicht ein einziges Mal; Braun (1931) beobachtete, daß sich eine halbwüchsige Spinne, die im Aquarium gehalten wurde, bereits wieder nach 22 Tagen häutete.

keine große Rolle spielt (Schollmeyer, 1914), als in dem gegenüber dem Normalen veränderten Einfluß der Schwerkraft zu liegen. Unter Wasser hat *Argyroneta* einen leichten Auftrieb; wenn die Spinne am Grunde des Wassers kriecht, wobei im Gegensatz zur Schwimmstellung (Abb. 40) ihre Ventralseite nach unten zeigt, arbeiten die Beine daher unter negativer Belastung durch das Körpergewicht. Dagegen ist die Beanspruchung an der Luft natürlich eine völlig andere. Doch erlaubt die Geringfügigkeit der mit dem submersen Leben zusammenhängenden morphologischen Modifizierung der Beine sowie die kräftige Ausbildung der hinteren Extremitätenpaare in Verbindung mit einer unbedeutenden Größe des Abd auch an der Luft eine geschickte, schnelle Lokomotion und die Einnahme einer hohen Körperhaltung.

Die Lage des Körpers verändert sich bei Spinnen während des Laufens nur äußerst wenig. Auf die Geringfügigkeit seitlicher Schwankungen habe ich bereits (S. 382) hingewiesen. Aus dem strengen Einhalten des Diagonalrhythmus müßte man auf eine starke Bewegung des Körpers in vertikaler Richtung schließen. Am deutlichsten ist eine solche noch am Ende des Abd festzustellen; sie ist aber auch dort nur gering. Ein derartig starkes Heben und Senken des Körpers, wie es sich aus der Darstellung der Aktion des 4. Beines bei Dixon (1893) ergibt, widerspricht allen meinen an Spinnen über Körperhaltung gemachten Beobachtungen.

VII. Seitwärts- und Rückwärtslauf.

Die für die Laterigraden bekannte und charakteristische Fähigkeit des Seitwärtslaufens wurde auch schon bei Springspinnen festgestellt (Emerton, 1888 u. a.). Unter den von mir untersuchten Salticiden lief besonders *Marpissa rumpfi* Scop. oft seitwärts und rückwärts. Auf ebenem Substrat habe ich den Rückwärtslauf außerdem bei *Segestria senoculata* L., *Eresus niger* Pet. und *Atypus affinis* Eichw. beobachtet, wenn diese Spinnen erschreckt wurden. Es sei aber erwähnt, daß die schon hervorgehobene Elastizität im Laufschema bei fast allen Spinnen eine beschränkte Lokomotion auch nach hinten und nach den Seiten hin zuläßt.

Der Seitwärtslauf.

Eine größere Bedeutung hat diese Art der Lokomotion nur bei den Laterigraden, wo sie bekanntlich gern angewendet wird. Wie Beobachtungen besonders an *Xysticus* und *Philodromus* zeigten, wird

der Diagonalrhythmus durchaus dabei eingehalten, d. h. wenn sich die Spinne z. B. nach rechts bewegt, arbeiten von den vier diagonal gestellten Beinen zwei der rechten Seite ziehend und die anderen zwei der linken Seite schiebend. Promotion der Beine ist in diesem Falle ihre Bewegung nach rechts, Remotion die nach links.

Die größere Rolle spielen beim Seitwärtslauf die ziehenden Beine, da ihre Aktion stärker ist als die der schiebenden, die in Promotion weniger weit gebeugt und daher in der letzten Phase jedes Schrittes mehr oder weniger geschleift werden (vgl. S. 429).

Eine seitliche Lokomotion kann in größerem Maße nur bei einer lateralen Beinhaltung günstig sein, wie sie die Krabbenspinnen meist zeigen. Der Seitwärtslauf ist daher, wie in der Literatur schon oft hervorgehoben wurde, die bevorzugte Form der Lokomotion bei diesen Spinnen. Sein Wert ist jedoch nicht ein physiologischer, sondern ein biologischer.

Alle von mir untersuchten Thomisiden liefen bei größerer Schnelligkeit vorwärts. Oft wird unter steigender Laufgeschwindigkeit der Seitwärtslauf allmählich zu einem exakten Vorwärtslauf, wobei nur bei Hindernissen oder Störungen ein Ausbiegen seitwärts erfolgt. Gleichzeitig damit geht, wie bereits (S. 395) betont wurde, die Haltung der vorderen Beine in eine steilere über, die zum Vorwärtslaufen günstiger ist und der anderer Spinnen mehr gleicht. Bei seitwärtslaufenden *Xysticus*, *Pistius*, *Coriarachne* und *Thomisus* habe ich auch im Freien niemals eine so große Laufgeschwindigkeit beobachtet, wie sie im Vorwärtslauf erreicht wurde. Auch die Schrittlänge war geringer.

Philodromus vermag auch seitwärts relativ schnell zu laufen, weil bei ihm die Beinlänge gleichmäßiger ist. Das spielt gerade hier eine große Rolle, wo auch das 3. Beinpaar vorwiegend durch Beugung und Streckung arbeitet und seine Kürze nicht wie beim Vorwärtslauf durch Drehung ausgleichen kann. *Philodromus laevipes* L. läuft aufgestört an der Borke von Kiefernstämmen meist mit beträchtlicher Schnelligkeit (bis knapp 20 cm/sec) seitwärts bis zu einem neuen Schlupfwinkel oder Haltepunkt, wo er die Flachstreckstellung einnimmt. Er benutzt aber beim Lauf über längere Strecken, besonders am Boden, den Vorwärtslauf, wobei auch die größere Geschwindigkeit erreicht wird. Am schnellsten lief (genau vorwärts) ein *P. laevipes* juv., der auf einem Tisch in 1,5 Sekunden mehr als 50 cm zurücklegte, in 1 Sekunde also 35 cm.

Alles dies beweist, daß der Seitwärtslauf den Krabbenspinnen in lokomotorischer Hinsicht keine besonderen Vorteile bietet und hier nicht die Bedeutung hat wie bekanntlich bei Krabben. Sein Wert liegt darin, daß diese Spinnen die für sie aus bestimmten biologischen Gründen (Fang-, Schutzstellung)[1] günstige laterale Beinhaltung nicht aufzugeben brauchen, wenn sie sich vorwärtsbewegen. Das können sie bei geringer Geschwindigkeit und über kurze Strecken, wie es ja den normalen Anforderungen bei den wenig mobilen Spinnen dieser Gruppe entspricht, mit Hilfe des Seitwärtslaufens. Als Form der Lokomotion zum Zwecke schneller und weiter Ortsbewegung hat jedoch der Vorwärtslauf die gleiche Bedeutung wie bei anderen Spinnen.

Bei Springspinnen tritt der Seitwärtslauf nur gelegentlich in Erscheinung. *Marpissa rumpfi* Scop. und *Philaeus chrysops* Poda, bei denen ich ihn am deutlichsten sah, benutzten ihn nur zum Ausweichen und liefen sonst vorwärts, wenn sie nicht sprangen.

Der Rückwärtslauf.

Eine Bedeutung, wie sie Kästner (1923) bei einem Pseudoskorpion (*Obisium muscorum* C. Koch) feststellte, hat der Rückwärtslauf bei Spinnen, wenigstens auf dem ebenen Substrat, nicht. Nach meinen Beobachtungen an *Segestria*, *Atypus*, *Eresus* und *Marpissa*, die über eine längere Strecke rückwärtsliefen, dient er nur zum Ausweichen vor einem Reiz, der von vorn kommt. Eine *Marpissa rumpfi* ♂ floh in Gefangenschaft vor einem ♀ mit erhobenen Vorderbeinen in gerader Richtung 12 cm weit rückwärts, um dann erst unter Körperdrehung in den Vorwärtslauf überzugehen. Es ist, wie auch Versuche mit den anderen Arten bestätigten, nur ein „Rückzug aus der Gefahrenzone", der der Schnelligkeit wegen zunächst ohne Körperdrehung vor sich geht.

Genauere Untersuchungen waren besonders an *Eresus niger* Pet. möglich. Auch der Rückwärtslauf folgt dem Diagonalrhythmus. Die Aktionsrichtung der Beine ist gegenüber dem normalen Lauf umgekehrt: 4. und 3. Beinpaar ziehen, 1. und 2. schieben. Die Beugung des 4. Beines betrug bei *Eresus niger* ♀ (ausgedrückt durch die Winkel):

Promotion (gestreckt) Cx-Fe 150°, Fe-Pt 130°, Ti-Mt 175°
Remotion (gebeugt) „ 95°, „ 80°, „ 115°.

1) Menge (1843) sah die Beine der Krabbenspinnen wegen ihrer Haltung für Kletterfüße an.

Das 3. Beinpaar arbeitet mit deutlicher „Drehung um die Längsachse". In ähnlicher Weise wie beim Seitwärtslauf werden auch hier die hinteren Beinpaare (also 1. und 2.) mehr oder weniger geschleift, da sie durch geringere Beugung in Promotion einen kleineren Vorschub erzeugen als die ziehend arbeitenden (3. und 4.). Besonders rückwärtslaufende *Eresus* zogen auf berußtem Substrat mit dem 1. und 2. Beinpaar lange Schleifspuren.

Die Geschwindigkeit kann recht groß sein (vgl. Kästner, 1923, *Obisium*). Bei einem *Atypus affinis* ♀ stellte ich einmal mit 12 bis 13 cm/sec eine Schnelligkeit fest, die diese Spinne vorwärts laufend (maximal 7—8 cm/sec) nicht erreichte. *Marpissa rumpfi* Scop. läuft rückwärts und seitwärts ebenso schnell wie vorwärts.

Besonders bei *Atypus* und *Eresus* hat der Rückwärtslauf eine biologische Begründung, nämlich im Röhrenleben (s. S. 460), wo er von großer Bedeutung ist. Wie zahlreiche an *Eresus niger* Pet. in der Freiheit und in Gefangenschaft gemachte Beobachtungen lehrten, zieht sich die Spinne rückwärts in die Röhre zurück, wenn sie erschreckt wird. In gleicher Weise transportiert sie kleinere Beutetiere — größere werden am Eingang ausgesogen — hinein, indem sie diese hinter sich herzieht. *Atypus affinis* Eichw. gräbt zwar mit dem Kopf nach unten (Nielsen, 1932), sucht aber in der Röhre selbst immer die umgekehrte Stellung auf, wie Spinnen bewiesen, die in von ihnen ausgesponnenen Glasröhren auf den Kopf gestellt sich immer bald wieder mit dem Vorderende nach oben drehten. Daß die Spinne rückwärts in der Röhre laufen kann, zeigten zahlreiche Versuche an gefangenen Tieren. Außerdem habe ich im Freien an Röhren mit langem oberirdischem Teil oft genug verfolgen können, mit welcher Schnelligkeit diese Art der Lokomotion vor sich geht, wenn ich mit der Hand auf den Boden schlug und dadurch eine Fluchtreaktion der vorher heraufgelockten Spinne auslöste. Rückwärts erfolgt außerdem bei *Atypus affinis* immer der Abtransport der Beute.

B. Der Sprung.

Charakteristisch für den eigentlichen Sprung ist die Sprungstellung. Während der Lauf bei hoher Geschwindigkeit durch die schnelle Remotion der nach dem Diagonalschema arbeitenden Beine zu einer sprungweisen Lokomotion wird (s. S. 436), nehmen hier die Beine vor dem Sprung eine zum Abschnellen erforderliche promo-

vierte Stellung ein, die auf beiden Körperseiten gleich und damit nicht mehr diagonal ist (Abb. 29).

Obgleich die Sprungfähigkeit für viele Spinnen (Salticiden, Oxyopiden, manche Clubioniden und Lycosiden, *Micrommata*) [1]) bekannt ist, sind ausführliche Arbeiten über den Sprung selbst bisher nicht bekannt geworden. Zu wertvollen Ergebnissen kommt besonders Heil (1936) bei physiologischen und psychologischen Untersuchungen an *Evarcha*.

Der Sprung wird ausschließlich von Jagdspinnen benutzt; außer den Salticiden, unter denen manche (z. B. die Ameisennachahmer) nicht springen, sind es Arten, die gern zwischen Pflanzen klettern, z. B. Heidekraut (*Oxyopes*), Gras und Gebüsch (*Micrommata*, *Pisaura*, *Clubiona*) und für die er daher abgesehen von seiner Bedeutung für den Beutefang schon rein lokomotorisch von großem Wert ist. Bei Netzspinnen und bei den freijagenden Arten, die sich dicht an das feste Substrat halten (Drassiden, Dysderiden), habe ich ihn niemals beobachtet.

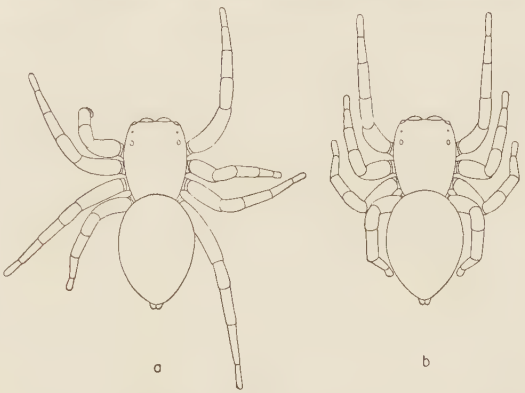

Abb. 29. Laufstellung (a) und Sprungstellung (b) einer Springspinne (*Philaeus chrysops* Poda). 3×.

Die Untersuchungen wurden während der warmen Jahreszeit überwiegend am Biotop ausgeführt. Ähnlich wie beim Lauf wurde für alle feineren Feststellungen (Winkel, Beinhaltung u. a.) die Sprungstellung auf ebenem Substrat (Blätter u. ähnl., notfalls Papier) beobachtet. Der Besitz von Hafthaarbüscheln ermöglicht vielen der springenden Spinnen (Salticiden, Clubioniden, *Micrommata*) auch einen Absprung von sehr glattem Untergrund. Die Wahl des Substrates ist daher in den meisten Fällen für das Ergebnis (Sprungstellung, Sprungleistung) unwesentlich.

I. Sprung bei Salticiden.

Es wurden Vertreter von 18 Salticiden-Arten untersucht: *Aelurillus festivus* C. L. Koch, *A. insignitus* Oliv., *Attulus cinereus* Westr., *Dendryphantes rudis*

1) Auch *Zodarium* springt nach Krausse (Arch. Naturgesch. 1913) und Wiehle (1927) auf seine Beutetiere.

Sund., *Euophrys frontalis* Walck., *E. petrensis* C. L. Koch, *Evarcha blancardi* Scop., *E. marcgravi* Scop., *Heliophanes cupreus* Walck., *H. dubius* C. L. Koch, *Marpissa radiata* Grube, *M. rumpfi* Scop., *Pellenes tripunctatus* Walck., *Philaeus chrysops* Poda, *Salticus cingulatus* Panz., *S. scenicus* L., *S. zebraneus* C. L. Koch, *Sitticus pubescens* F. Im allgemeinen wurden nur reife Tiere zur Untersuchung herangezogen, von *Euophrys petrensis*, *Pellenes*, *Philaeus* und *Sitticus* auch juvenile Spinnen. Von *Marpissa radiata*, *Salticus cingulatus*, *S. zebraneus* und *Attulus* standen mir nur ♀♀ zur Verfügung, von *Euophrys frontalis* und *Heliophanes dubius* nur je 1 ♂.

a) Funktion der Beine beim Sprung.

Menge (1843) nennt als Beispiel für Springfüße die kurzen dicken Beine bei Salticiden, wonach er wohl besonders das 1. und 2. Beinpaar als die für den Sprung wichtigen ansah. Simon (1876): „La faculté de sauter ... ne paraît pas produite spécialement par l'une des pattes, car elle est aussi développée chez les espèces ayant les pattes antérieures les plus longues et les plus robustes que chez celles où la troisième ou la quatrième paire dépassent les autres.“ In gleicher Weise nimmt Emerton (1888) an, daß der Sprung mit allen Beinen zugleich erfolgt und nicht abhängig von ihrer relativen Länge und Gestalt ist. Nach Dewitz (1884) sollen außer den Beinen auch die Taster beteiligt sein, sogar der Hinterleib soll beim Abspringen durch einen Druck auf die Unterlage die Funktion der Beine unterstützen. Berland (1932) hebt die geringe Anpassung der Pattes postérieures (4. Beinpaar?) an den Sprung hervor (s. auch S. 454). Heil (1936) hält bei *Evarcha* das 3. Beinpaar für das wichtigste.

Um die Funktion der Beine beim Absprung festzustellen, habe ich außer direkter Beobachtung auch die indirekte Methode der Analyse der Absprungspuren auf berußtem Papier ergänzend herangezogen.

Das Springen erfolgt nur mit den Beinen. Die Annahme von Dewitz, daß die Taster am Sprung beteiligt sind, ist völlig abwegig. Abgesehen davon, daß so kleine Extremitäten wie diese wohl am wenigsten als Sprungfaktoren in Frage kommen, lehrt auch jede Beobachtung, daß sie beim Absprung normalerweise gar nicht den Boden berühren. Völlig ausgeschlossen ist natürlich auch eine Beteiligung des Abd, das nur durch den dünnen Petiolus mit dem Ceph verbunden ist. In den seltenen Fällen, wo es den Boden berührt, ist dies sekundär aus der oft schrägen Körperhaltung in der Sprungstellung zu erklären.

Vordere Beinpaare.

Die morphologische Verschiedenheit der beiden vorderen Beinpaare von den hinteren ist bei Springspinnen besonders deutlich. 1. und 2. Beinpaar sind kurz, kräftig und meist gleichlang (Ausnahmen besonders als Sexualdimorphismen bei ♂♂).

Die bei manchen Arten (z. B. *Bianor*, *Ballus*, *Marpissa*) enorme Verdickung des 1. Beinpaares steht nicht mit einer besonderen lokomotorischen Funktion in Zusammenhang, sondern hat hauptsächlich

sexualbiologische Gründe (s. Berland, 1932). Wie sich schon aus seiner Lage vorn am Körper erwarten läßt, ist eine Bedeutung des 1. Beinpaares für den Absprung nicht vorhanden. Er wird meist sofort bei Einnahme der Sprungstellung erhoben und kurz vor dem Absprung weit vorgestreckt. Es fängt den Körper am Sprungziel auf und dient beim Sprung auf die Beute dazu, diese zu ergreifen, woran es durch die Bestachelung seiner Ventralseite ebenso wie das 2. Beinpaar gut angepaßt ist.

Morphologische Übereinstimmung des 2. Beinpaares mit dem 1. läßt auch eine funktionelle erwarten. Bei vielen Springspinnen konnte bei genauer Beobachtung ein Ablösen der 2. Tarsen vom Substrat noch vor denen des 3. und 4. Beinpaares festgestellt werden. Bei anderen, wo diese Beobachtung nicht möglich war, weil das 2. Beinpaar in der Sprungstellung noch zum Stützen des Körpers dient und das Abheben daher erst im letzten Augenblick erfolgt, ließ sich seine Funktionslosigkeit beim Absprung auf anderem Wege beweisen: 1. Bei Sprüngen auf berußtem Papier hinterließ das 2. Beinpaar niemals stärkere Spuren als bei gewöhnlichem Lauf. 2. Beim Absprung von einer ebenen Fläche ist das 2. Beinpaar in der Sprungstellung ziemlich weit promoviert (vgl. Abb. 31) und in einer Haltung, die oft der des 3. nicht unähnlich ist. Erfolgt der Absprung aber von einer Kante aus [1]), dann benutzt das 3. Beinpaar diese als Widerhalt zum Absprung, während das 2. sie wohl noch berührt, aber dann natürlich in einer (removierten) Haltung [2]), in der es nicht mehr als Sprungfaktor wirken kann.

Deutlich war das Heben des 2. Beinpaares vor dem Absprung aber bei einem *Salticus cingulatus* ♀ zu erkennen, dem das 1. Beinpaar fehlte, der aber trotzdem außerordentlich lebhaft sprang.

Hintere Beinpaare.

In seinen Untersuchungen an Springspinnen der Gattung *Evarcha* kommt Heil (1936) zu dem Ergebnis, daß nur das 3. Beinpaar beim Sprung selbst in Aktion tritt, während das 4. zum Stützen des Körpers in der Sprungstellung dient. Meine Beobachtungen an *Evarcha* bestätigten diese Feststellung. Bei vielen anderen Springspinnen dagegen kann die Funktion in stärkerem Maße auch bei

1) In diesem Sinne erfolgten die Versuche von Heil (1936); seine Beschreibung der Sprungstellung bei *Evarcha* gilt also dafür.

2) In der Stellung des 2. Ta dicht vor dem 3. sieht Heil ein Widerlager für das 3. Beinpaar. Dieser Annahme kann ich nach allen meinen Beobachtungen über die Anwendung des 2. Beinpaares beim Sprung nicht beipflichten.

dem 4. Beinpaar liegen. Es zeigte sich, daß der Absprung mit dem 3. und 4. Beinpaar oder nur mit einem der beiden erfolgen kann und zwar in Abhängigkeit von dem Längenverhältnis der hinteren Beinpaare. Diese Abhängigkeit — Tab. 12 zeigt sie an einigen Beispielen — besteht kurz gesagt darin, daß ein relativ kurzes 3. oder 4. Beinpaar eine schwächere Funktion beim Sprung hat als ein langes. Damit stehen meine Ergebnisse in Widerspruch zu Emerton (1888) und Berland (1932), die in der Morphologie der Beine keine Beziehung zu ihrer Funktion beim Sprung sehen.

Das 3. Beinpaar wird vor dem Sprung durch starke „Drehung um die Längsachse" weit vorgebracht. Die sich daraus ergebende Schrägstellung ist viel auffälliger (Lage der Beinebene meist ca. 40—50° von der Senkrechten abweichend) als sie das promovierte 3. Bein beim Lauf zeigt. Das 2. Beinpaar nimmt, wie bereits gesagt, oft eine dem 3. sehr ähnliche Haltung ein (Abb. 31), die aber nicht mit einer ähnlichen Funktion verbunden ist. Sie hat bei beiden einen ganz verschiedenen physiologischen Wert; beim 2. Beinpaar ist sie eine normale und entspannte, beim 3. dagegen eine extrem angespannte und daher viel wirksamere.

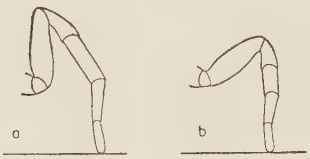

Abb. 30. Haltung des 3. Beines links in der Sprungstellung bei *Pellenes tripunctatus* (a) und *Salticus scenicus* (b). Ansicht von vorn (durch die schräge Lage des Beines erscheinen daher hier die Beinglieder verkürzt).

Beim Absprung wird das 3. Beinpaar durch Rückbeugung der Hüfte im Rumpfgelenk gedreht und gleichzeitig gestreckt. Im ersten Teil der Remotion dürfte die Drehung, im letzten die Streckung den Hauptanteil am Vorschub haben. Die beim Lauf angewendete breite Haltung des 3. Beinpaares wäre hier ungünstig. Deshalb werden in der Sprungstellung die 3. Tarsen bis auf eine von vorn gesehen annähernd senkrechte Stellung zum Substrat dem Körper genähert (Abb. 30), d. h. die Spurweite 3 ist vor dem Sprung infolge stärkerer Anwinkelung des Beines im Tr- und Fe-Gelenk kleiner als beim Lauf; sie betrug z. B. bei einer *Marpissa rumpfi* ♀ 7,5 (gegenüber 13,4 beim Lauf) und bei einem *Philaeus chrysops* ♀ 7,4 (gegenüber 11,1 beim Lauf). Diese Tatsache bestimmt die Anwinkelung des 3. Beines in der Sprungstellung (vgl. Tab. 12). Wo es relativ lang ist (*Pellenes* u. a.), wird das Fe (von vorn gesehen) steil gehalten und der Ta durch stärkere Beugung im Fe- und Ti-

Tabelle 12. Länge und Funktion des 3. und 4. Beinpaares.

	Beinlänge in mm				Längenverhältnis 3. Bein : 4. Bein	3. Bein in Sprungstellung						4. Bein in Sprungstellung			
						Schrägstellung		Geschätzte Winkel [1])				Geschätzte Winkel [1])			
	1	2	3	4		stark	schwach	Cx-Fe	Fe-Pt	Ti-Mt	Mt-Ta	Cx-Fe	Fe-Pt	Ti-Mt	Mt-Ta
Pellenes tripunctatus ♀	6,1	5,0	7,2	6,1	1,18	+		90	30	150	170	120	90	130	170
Aelurillus insignitus ♀	6,1	6,1	8,1	8,1	1,0	+		100	40	135	165	100	70	150	165
Evarcha marcgravi ♂	7,1	5,5	6,5	6,5	1,0	+		110	35	160	170	105	75	150	170
Dendryphantes rudis ♀	5,4	4,9	6,0	6,1	0,98	+		100	50	165	175	100	70	150	175
Aelurillus festivus ♂	5,8	5,8	8,2	8,5	0,96	+		110	50	135	165	110	80	140	170
Aelurillus festivus ♀	6,0	6,1	8,3	8,9	0,93	+		100	40	135	165	105	75	140	170
Marpissa radiata ♀	6,3	5,2	5,6	6,3	0,89	+		140	60	170	165	90	60	120	160
Marpissa rumpfi ♂	7,1	5,8	5,8	6,8	0,85	+		135	60	160	160	90	75	110	160
Philaeus chrysops ♀	8,8	8,3	9,1	10,7	0,85	+		120	50	160	170	85	60	115	170
Salticus scenicus ♀	4,4	4,0	4,4	5,3	0,83	+		140	55	170	175	90	50	120	175
Salticus cingulatus ♀	3,9	3,3	3,8	4,6	0,83	+		140	60	170	170	100	70	110	170
Heliophanes cupreus ♀	3,5	3,2	3,9	4,9	0,80	+		140	60	170	170	100	50	130	170
Sitticus pubescens ♀	4,4	4,3	4,4	6,8	0,65		+	keine bestimmte Sprungstellung				80	50	110	175
Attulus cinereus ♀	4,6	4,4	4,4	7,3	0,60		+					70	35	95	180

1) Das Abschätzen der Winkel war hier recht gut möglich, da eine nicht geängstigte Spinne jeden größeren Sprung durch Einnahme der günstigsten Sprungstellung vorbereitet, was eine gewisse Zeit erfordert. Benennung der Winkel s. S. 391, Abb. 7.

Gelenk dem Körper genähert (Abb. 30 a); wo es kürzer ist (*Marpissa*, *Salticus* u. a.), ist die Haltung des Fe flacher und die Beugung im Ti- (und Fe-) Gelenk geringer (Abb. 30 b).

Die Schrägstellung der Beinebene und damit die Funktion als Sprungbein ist weniger von der Beinlänge abhängig. Sie ist auch bei Arten mit relativ kurzem 3. Beinpaar (z. B. *Marpissa* Abb. 31 b, *Salticus*) noch als stark zu bezeichnen. Nur bei *Attulus cinereus* Westr. und *Sitticus pubescens* F., wo die Länge des 3. Beines im Vergleich zum 4. sehr gering ist, war eine charakteristische Sprungstellung des 3. Beinpaares (Anziehen, Schrägstellung) nicht mehr erkennbar (bei *Sitticus* gelegentlich eine schwache Andeutung).

Während das 3. Beinpaar in seiner Funktion beim Sprung gegenüber dem Lauf eine verstärkte Anwendung von Drehung und Streckung zeigt, ist beim 4. eine Differenzierung zu reiner Streckung hin erkennbar. Wie ich früher zeigte, ist beim Laufen mit der Promotion des 4. Beines eine schwache Drehung der Beinebene verbunden. Das ist hier nicht festzustellen; vielmehr wird in der Sprungstellung das 4. Beinpaar dicht an den Körper angezogen (Abb. 29) [1]), woraus sich für das Rumpfgelenk eine alleinige Beanspruchung seiner vertikalen Bewegungsrichtung ergibt. Auch beim 4. Beinpaar ist also die Spurweite geringer als beim Lauf; sie betrug z. B. bei einer *Marpissa rumpfi* ♀ 2,6 (gegenüber 7,2 beim Lauf) und bei einem *Philaeus chrysops* ♀ 3,1 (gegenüber 6,6 beim Lauf).

Das 4. Beinpaar arbeitet fast nur durch Streckung im Tr-, Fe- und Ti-Gelenk. Während des Sprunges ist es in nach hinten und schwach seitlich gerichteter Haltung völlig gestreckt. Der Abstand zwischen den beiden 4. Tarsen beim Aufsetzen auf dem Substrat betrug z. B. bei *Pellenes tripunctatus* juv. 5,2 (gegenüber Spurweite 2,9 beim Lauf) und bei *Philaeus chrysops* ♀ 10,0 (gegenüber Spurweite 6,6 beim Lauf und 3,1 beim Absprung). Will daher eine Springspinne nach dem Aufsprung sofort wieder in Sprungstellung gehen, so ist dazu eine starke Promotion des 4. Beinpaares erforderlich.

Die stärkste Funktion des letzten Beinpaares beim Sprung zeigten *Attulus cinereus* Westr. und *Sitticus pubescens* F., bei denen das

1) Wie sich aus dem ergibt, was ich über die Haltung des 3. und 4. Beinpaares sagte, bedeutet die Einnahme der Sprungstellung ein Anziehen der Beine. Bei Beunruhigung gehen Springspinnen sofort in Sprungbereitschaft, d. h. sie nehmen, wenn sie nicht laufen, die Sprungstellung ein und ziehen die hinteren Beinpaare an. In diesem Sinne ist daher auch das Anziehen der Extremitäten zu erklären, das Heil (1936) beobachtete, wenn er den Tisch, auf dem seine Versuchstiere (*Evarcha*) saßen, in Vibrationen versetzte.

3. Beinpaar als Sprungfaktor ausfällt. Diese Arten winkelten das lange 4. Beinpaar zum Sprung sehr stark an. Gering dagegen war seine Beugung in der Sprungstellung bei *Pellenes, Aelurillus, Dendryphantes, Evarcha* (s. Tab. 12).

Nach den durch die Absprungspuren [1]) bestätigten Ergebnissen an den von mir untersuchten Springspinnen lassen sich also drei verschiedene, aber z. T. ineinander übergehende Sprungtypen unterscheiden, die einen engen Zusammenhang mit dem Längenverhältnis des 3. und 4. Beinpaares zeigen.

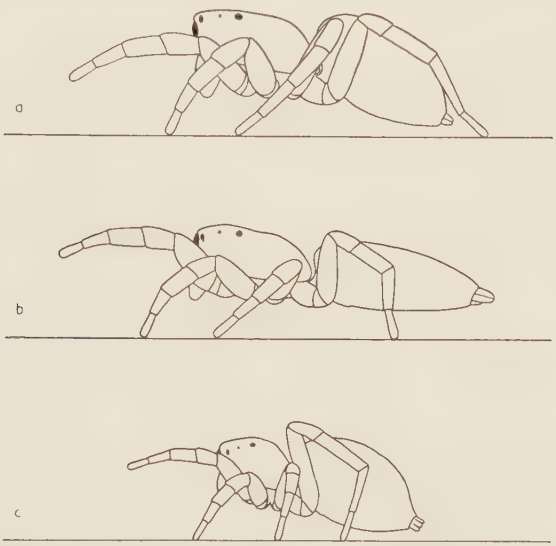

Abb. 31. Verschiedene Typen der Sprungstellung bei Salticiden. a *Aelurillus insignitus* ♀. b *Marpissa radiata* ♀. c *Attulus cinereus* ♀. 4,3×.

1. Der Sprung erfolgt mit dem 3. Beinpaar; dieses ist in der Sprungstellung weit promoviert, das 4. nur relativ schwach angewinkelt, also in einer Stellung, in der es als Sprungfaktor mehr oder weniger ausfällt (Abb. 31 a).

Beispiel: *Pellenes tripunctatus* Walck., *Aelurillus festivus* C. L. Koch, *A. insignitus* Oliv., *Dendryphantes rudis* Sund., *Evarcha marcgravi* Scop. Bei diesen Arten ist das 3. Beinpaar länger oder nur wenig kürzer als das 4. (vgl. Tab. 12).

Beim Absprung von berußtem Papier zeigte das 3. Beinpaar kräftige Abdrücke, das 4. dagegen nur schwache, die auf beiden

1) Die Beine, die den Körper beim Absprung vom Substrat abdrücken, nahmen auf berußtem Papier die Rußschicht viel stärker fort als die anderen, so daß sich die Auftrittspunkte der Sprungbeine bei den Spuren deutlich hervorhoben.

Seiten meist ungleich waren und damit das Fehlen einer echten Sprunghaltung dieses Beinpaares bewiesen.

2. Der Sprung erfolgt mit dem 3. und 4. Beinpaar, die beide in der Sprungstellung weit promoviert sind (Abb. 31 b).

Beispiel: *Marpissa radiata* Grube, *M. rumpfi* Scop., *Philaeus chrysops* Poda, *Salticus cingulatus* Panz., *S. scenicus* L., *Heliophanes cupreus* Walck. Bei diesen Arten ist das 3. Beinpaar deutlich kürzer als das 4. (vgl. Tab. 12).

Auf berußtem Papier waren die Abdrücke beider Beinpaare kräftig und beiderseits gleich.

Auch diese Spinnen gebrauchen allein das 3. Beinpaar zum Sprung, wenn sie die Sprungstellung nicht vorbereiten können. So wird bei schneller Folge von Sprüngen, z. B. auf der Flucht, das 4. Beinpaar gar nicht mehr in der charakteristischen Weise angezogen, sondern nur das 3. wird sofort beim Aufsetzen wieder in Sprungbereitschaft gebracht.

3. Der Sprung erfolgt mit dem 4. Beinpaar, das in der Sprungstellung sehr stark gebeugt ist, während das 3. keine charakteristische Haltung zeigt (Abb. 31 c).

Beispiel: *Attulus cinereus* Westr., *Sitticus pubescens* F. Bei diesen Arten ist das 3. Beinpaar sehr viel kürzer als das 4. (vgl. Tab. 12).

Auf berußtem Papier hoben sich besonders die Spuren des 4. Beinpaares ab, während die des 3. nur schwach und jederseits meist verschieden gestellt waren.

Berland (1932) lehnt eine Anpassung der Beine an den Sprung völlig ab: „Si l'on examine de près ces araignées, on voit immédiatement que leurs pattes postérieures ne sont nullement modifiées, ni renforcées; ces pattes restent très grêles, et leurs articles n'ont, ni un diamètre, ni une longueur supérieurs à ceux des autres pattes". Diese Ansicht kann ich nach meinen Ergebnissen nicht teilen. Bei Springspinnen ist fraglos eine gewisse Anpassung an den Sprung vorhanden, die sich auch schon in der relativ großen Länge des für den Sprung wichtigsten 3. Beinpaares zeigt, das hier in der Beinformel meist an zweiter Stelle hinter dem 4. steht, während es bei fast allen anderen Spinnen das kürzeste ist. Es ist allerdings unbestreitbar, daß die Ausbildung der Sprungbeine keinen Vergleich z. B. mit springenden Orthopteren u. a. aushält. Doch darf nicht übersehen werden, daß die Sprungleistungen der Spinnen im Verhältnis zu der geringen Körpergröße nur als gering anzusehen sind und daß außerdem die Funktion oft von zwei Beinpaaren gleichzeitig getragen wird, womit die Notwendigkeit einer morphologischen

Anpassung sich verringert. Bei Berücksichtigung dieser Tatsachen erscheint das Mißverhältnis zwischen Bau und Funktion der Sprungbeine geringer.

Mit der Haltung der Beine in der Sprungstellung stimmen die lokomotorisch angreifenden Teile morphologisch überein. Als solche wirken beim Sprung in erster Linie die endständigen Hafthaarbüschel, auch bei den sandbewohnenden Arten, die nicht klettern, sondern nur auf dem Boden springen (vgl. S. 410). Die Stellung des Hafthaarbüschels entspricht der Haltung des Ta beim Sprung. Die beiden Extreme sind auch hier *Attulus cinereus* Westr. und *Pellenes tripunctatus* Walck.

Abb. 32. Verschiedene Formen der Hafthaarbüschel am 4. und 3. Tarsus bei einigen Salticiden. 33 ×.

Vergleicht man die Stellung des Büschels am 4. Bein (Abb. 32) mit der Haltung des Ta in der Sprungstellung (Abb. 31), so erkennt man, daß der Ta vor dem Sprung sich in einer Stellung zum Substrat befindet, die die Sohle des Hafthaarbüschels in günstigster Weise zum Auftreten bringt. Bei *Attulus* entspricht der steilen, sogar schon nach vorn schrägen Haltung des Ta eine ungefähr senkrecht zur Längsachse des Gliedes liegende Auftrittsfläche des Büschels, während der in der Sprungstellung schräg nach hinten gestellte 4. Ta bei *Pellenes* auch dementsprechend angeordnete Hafthaare besitzt. Ebenso wie dies steht in völliger Übereinstimmung mit der Beinhaltung in der Sprungstellung das umgekehrte Verhältnis beim 3. Bein. Hier ist das Büschel bei *Pellenes* (Abb. 32) für eine steile (Abb. 30 a), bei *Attulus* für eine schräge Ta-Haltung geeignet. Bei einer mit 3. und 4. Beinpaar springenden Spinne

(*Marpissa rumpfi* Scop.) entspricht die Stellung des Büschels an beiden Beinpaaren der fast senkrechten [1]) Haltung der Tarsen in der Sprungstellung.

So wie bei diesen drei Arten als charakteristischen Vertretern der drei Sprungtypen bestätigte sich die Übereinstimmung bei anderen Salticiden. *Salticus*, wie *Marpissa* mit den beiden letzten Beinpaaren springend, zeigt auch in der Stellung der Hafthaarbüschel Ähnlichkeit mit jener. *Aelurillus* und *Evarcha*, die wie *Pellenes* hauptsächlich das 3. Beinpaar benutzen, lassen auch ähnliche wie die in Abb. 32 dargestellten Unterschiede erkennen. Die Stellung des Büschels am 4. Ta bewegt sich nach der Sprunganwendung des letzten Beinpaares bei den einzelnen Arten zwischen den beiden Extremen *Attulus* und *Pellenes*. Am 3. Ta ist entsprechend der häufigen Funktion des 3. Beinpaares als Sprungfaktor eine Stellung der Hafthaare wie bei *Pellenes* und *Marpissa* vorherrschend.

Bei einigen Salticiden (besonders deutlich bei *Pellenes*) zeigte sich am 3. Bein eine Verschiebung der Tarsalklauen nach vorn (Abb. 32) [2]). Bei *Attulus*, aber auch verschiedenen anderen Arten, die das vorletzte Beinpaar zum Sprung benutzen, war dies nicht festzustellen. Ohne Frage ist eine solche unsymmetrische Stellung der Klauen beim 3. Beinpaar von Wert. Infolge der Schrägstellung der Beinebene vor dem Sprung müßte die Hinterklaue das Substrat berühren, womit aber die Wirkung der Hafthaare vermindert würde. Durch eine Drehung der Klauen nach vorn wird dies vermieden.

Auffallend stark ist bei vielen Springspinnen die Bestachelung am Ende des 3. und 4. Mt. So sind bei manchen Arten (z. B. *Neon*, *Pseudicius*) — abgesehen von femoraler Bestachelung — am 3. und 4. Bein fast nur dort Stacheln vorhanden. Bei *Myrmarachne*, *Synageles* und *Leptorchestes* sind sie schwächer, mehr borstenförmig. Bei *Marpissa rumpfi* Scop. sind apikal am 4. Mt nur ventrale, am 3. Mt auch laterale Stacheln vorhanden.

Als auftretende Teile spielen nach meinen Beobachtungen diese Stacheln wie beim Lauf auch hier keine Rolle. Auch wenn man mit starker Streckung der Beine beim Absprung zu rechnen hat, so dürften die Stacheln trotz ihrer Länge und trotz dorsaler Um-

1) D. h. senkrecht bei Aufsicht auf die Beinebene, beim 3. Bein also von vorn oder hinten gesehen (wie in Abb. 30); tatsächlich steht der 3. Ta ja nicht senkrecht, sondern wie die Beinebene schräg zum Substrat.

2) Über asymmetrische Stellung der Fußklauen s. auch S. 464 und Nielsen (1932, p. 22).

biegung des Ta im Mt-Gelenk (s. S. 412) kaum zur Bodenberührung kommen. Ob sie im Augenblick des Absprunges aufgerichtet werden, womit ihre lokomotorische Bedeutung steigen würde, konnte ich nicht feststellen. Über die Funktion dieser Stacheln bei Salticiden kann daher mit Sicherheit nichts gesagt werden. Vielleicht dienen sie, wie primär wohl auch bei den Arten, wo sie als Widerhalt beim Lauf verwendet werden (s. S. 415), nur als Schutz des stark beanspruchten Mt-Gelenkes.

b) Sprungweite.

Zum Absprung wird vom 3. Beinpaar gern eine Kante oder irgendein anderer Widerhalt gesucht. Außerdem beobachtet man vor dem Sprung sehr oft (auch bei *Oxyopes*) ein leichtes Hin- und Hervibrieren der 3. und 4. Tarsen auf dem Substrat. Ich glaube, daß dadurch die Beine zunächst einen sicheren Halt am Boden suchen, was für die Leistung natürlich wichtig ist.

Für den Beutefang ist eine große Sprungleistung nicht erforderlich. Nach Untersuchungen der Peckhams (1894), Homanns (1928) u. a. schleichen sich Springspinnen zunächst an die Beute heran und springen erst aus der Nähe (1—2 cm Entfernung). Dem widersprechen neuere Versuche von Heil (1936) an *Evarcha*-Arten, die nach bewegter Beute bis 10 cm weit sprangen; es muß aber dahingestellt bleiben, wie weit die dabei benutzte Versuchsanordnung den natürlichen Verhältnissen entsprach.

Die größten Leistungen werden auf der Flucht oder beim Überspringen von Zwischenräumen, z. B. von Blatt zu Blatt, vollbracht. Im letzteren Falle wird das Ziel zunächst fixiert und dann angesprungen, aber nicht immer erreicht. Eine *Evarcha blancardi* ♀ versuchte viermal hintereinander von der gleichen Stelle aus, ein 4,5 cm entferntes Blatt zu erreichen; der Sprung war immer zu kurz und die Spinne blieb am Sicherungsfaden hängen.

Als besonders gute Springer sind die auf Sand lebenden Arten bekannt. Nach Berland (1927) soll *Aelurillus* 20—30 cm weit springen und damit das 40—60fache der Körperlänge erreichen.

Als absolut weitesten Sprung — alle Angaben gelten für gleiche Höhe von Absprung und Sprungziel — maß ich 16 cm bei einem *Aelurillus insignitus* ♀ auf trocknem heißem Boden; die Strecke betrug das 24fache der Körperlänge. *Aelurillus festivus* konnte ich nur in Gefangenschaft untersuchen, wo das ♂ das 12fache, das ♀ nur das 7—8fache der Körperlänge erreichte. Als gute Springer müssen

auch *Evarcha blancardi* und *E. marcgravi* bezeichnet werden (17 bis 20fache der K.L.); eine offenbar vor der Eiablage stehende *E. blancardi* ♀ sprang maximal nur 6mal so weit wie ihre Länge. Ein *Attulus cinereus* ♀ sprang auf heißem Sand mit maximal 12 cm das 19—20fache, *Marpissa rumpfi* ♂ mit 10,2 cm das 14fache, *M. radiata* ♀ mit 8 cm das 11—12fache, *Salticus scenicus* ♀ mit 7 cm das 13fache der K.L. Nur selten und nicht weit sprangen *Heliophanes cupreus* und ein *H. dubius* ♂, bei denen die sehr dünnen Beine wenig zum Springen geeignet erscheinen.

Relativ am weitesten springen natürlich kleine Springspinnen. Ein *Pellenes tripunctatus* juv. (K.L. 2,1) erreichte am Boden mit 6 cm weiten Sprüngen das 29fache, ein ♀ (K.L. 6,3) mit höchstens 10 cm nur das 16fache der K.L. Ein *Euophrys frontalis* ♂ (K.L. 2,3) flüchtete am Waldboden in schnell aufeinanderfolgenden Sprüngen von durchschnittlich 6,5 cm Länge (28fache K.L.), ein *E. petrensis* juv. (K.L. 2,6) erreichte 5,7 cm (22fache K.L.).

II. Sprung bei anderen Spinnen.

Das Prinzip des Springens ist das gleiche wie bei Salticiden. Der Absprung erfolgt meist mit dem 3. und 4. Beinpaar, also wie bei dem unter No. 2 für Salticiden genannten Sprungtyp. Damit stimmt auch das Verhältnis in der Länge der hinteren Beinpaare überein; Beinlänge 3 : 4 ist z. B. bei *Oxyopes ramosus* ♀ 0,91, *Pisaura listeri* juv. 0,82, *Micrommata viridissima* juv. ♀ 0,84. Das 1. Beinpaar wird wie bei Springspinnen vor dem Absprung erhoben.

a) *Oxyopes ramosus* Panz. (Abb. 33a).

Über die Funktion des 2. Beinpaares bin ich nicht zu sicheren Ergebnissen gekommen; doch scheint ihm nach Versuchen auf berußten Platten auch hier beim Absprung keine Bedeutung zuzukommen. Die Schräghaltung des 3. Beinpaares ist ähnlich ausgeprägt wie bei Springspinnen, ebenso auch die Beugung und Annäherung der Tarsen an den Körper; Winkel in der Sprungstellung Cx-Fe 120°, Fe-Pt 50°, Ti-Mt 150°, Mt-Ta 160°. Auch das 4. Beinpaar ist weit promoviert; Winkel Cx-Fe 95°, Fe-Pt 70°, Ti-Mt 115°, Mt-Ta 150°. 3. und 4. Beinpaar sind in gleicher Weise am Sprung beteiligt.

Als Sprungweite gibt Berland (1932) 10 cm und mehr an. Ich habe auch an sehr warmen Tagen im Freien so weite Sprünge — bei gleich hohem Absprung und Ziel — nie beobachtet, meist nur ca. 4—5 cm, maximal 8 cm, also kaum mehr als die zehnfache Körperlänge.

b) *Micrommata viridissima* Deg. (Abb. 33b).

Spinnen dieser Art, besonders Jungtiere, springen sehr oft, hauptsächlich wenn man sie aufscheucht. Für die Sprungstellung ist die Körperhaltung (ungefähr parallel zum Substrat) charakteristisch. Der Sprung erfolgt mit dem 3. und 4. Beinpaar. Das 3. ist sehr schräg gestellt und sein Ta durch Beugung des Beines dem Körper genähert; Winkel in der Sprungstellung Cx-Fe 120°, Fe-Pt 40°, Ti-Mt 55°,

Mt-Ta 145°. Auch das 4. Beinpaar ist stark gebeugt; Winkel Cx-Fe 110°, Fe-Pt 70°, Ti-Mt 115°, Mt-Ta 135°.

Die Sprungweite betrug bei semiadulten Tieren höchstens 5 cm.

c) Laufspinnen.

Bei Lycosiden wird der schnelle Lauf oft von kleineren oder größeren Sprüngen unterbrochen, ohne daß vorher eine besondere Sprungstellung eingenommen wird. In diesen Fällen werden meist Unebenheiten des Substrates ausgenutzt; durch besonders schnelle Remotion der Beine beim Lauf werden kleinere Vertiefungen oder Zwischenräume übersprungen. Das kann man besonders bei den schnell laufenden *Lycosa*- und *Xerolycosa*-Arten beobachten, wenn sie über eine Grasfläche oder trockenes Laub fliehen. Ob die bis 6 cm weiten Sprünge, mit denen eine auf heißem Boden flüchtende *Xerolycosa miniata* ihren Lauf unterbrach, von einer wirklichen Sprungstellung begleitet waren, konnte ich nicht erkennen. Eine solche habe ich sicher nur bei relativ kleinen *Pisaura listeri* juv. (Abb. 33c) und bei einer *Tarentula barbipes* juv. festgestellt; sie mag aber auch bei anderen vorhanden sein.

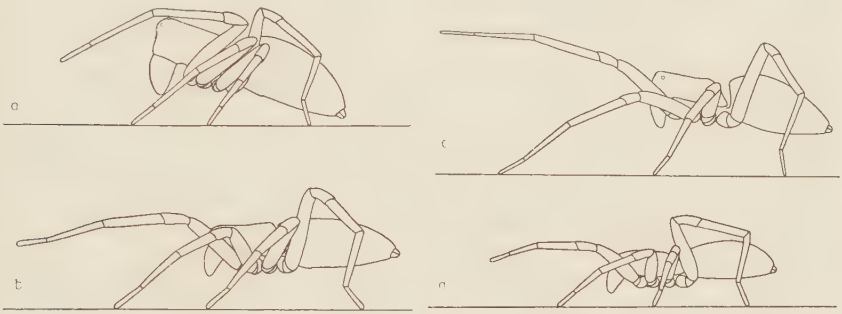

Abb. 33. Sprungstellung bei *Oxyopes ramosus* Panz. (a). *Micrommata viridissima* Deg. (b). *Pisaura listeri* juv. (c). *Clubiona* spec. juv. ♀ (d). Alle vergrößert.

Die Sprungweite einer *Pisaura* juv. (K.L. 5,0) betrug an Heidekraut nur höchstens 4 cm.

d) *Clubiona* (Abb. 33 d).

Unter den Clubioniden ließen sich bei *Chiracanthium erraticum* Walck. gelegentlich kleinere Sprünge beim Klettern an Pflanzen beobachten.

Auffallend durch die relativ große Sprungweite in Verbindung mit einer charakteristischen Sprungstellung war eine semiadulte *Clubiona* ♀ (wahrscheinlich *C. germanica* Thor.). Die Art der Sprungstellung (Winkel am 4. Beinpaar: Cx-Fe 70°, Fe-Pt 60°, Ti-Mt 90°, Mt-Ta 150°) und Versuche auf berußtem Substrat ergaben, daß das letzte Beinpaar den Hauptfaktor beim Absprung darstellt. Dem entsprach (vergleiche Salticiden) seine relativ große Länge; Verhältnis von Beinlänge 3:4 betrug 0,68. Die Haltung des 3. Beinpaares war sehr wechselnd, meist nur schwach promoviert und schräg gestellt, also für den Absprung nicht günstig. Die Körperhaltung entsprach ungefähr der von *Micrommata*.

Diese Spinne sprang auch rückwärts, wenn sie beim Lauf durch Berührung von vorn geängstigt wurde. Dabei drehte sich der Körper um 180°, so daß das Tier beim Aufsetzen eine entgegengesetzte Richtung einnahm, ohne dann allerdings immer auf der Bauchseite zu landen. Die Sprungstellung beim Rückwärtssprung war, soweit ich sie erkennen konnte, kaum gegenüber dem anderen Fall verändert. Die dabei hinten stehenden beiden ersten Beinpaare hatten beim Absprung keine

Funktion; es zeigte sich vielmehr auf berußtem Substrat, daß auch hier das letzte Beinpaar die stärksten Abdrücke hinterließ. Es wurde aber vor dem Rückwärtssprung nicht nach hinten gestreckt, sondern war immer schwach gebeugt. Man muß daher annehmen, daß es durch noch stärkere plötzliche Beugung im Fe- und Streckung im Tr-Gelenk beim Absprung arbeitete.

Die Sprungweite auf Papier betrug vorwärts bis 4, rückwärts bis über 5 cm. Nach längeren Versuchen, als die Spinne beim Lauf schon Ermüdungserscheinungen zeigte, war erstaunlicherweise die Sprungfähigkeit noch unvermindert.

C. Die Lokomotion in senkrechten Röhren.

Röhrenförmige Gewebe sind bei Spinnen außerordentlich häufig. Viele Jagdspinnen (Clubioniden, Drassiden, Dysderiden u. a.) bauen sich langgestreckte Wohngespinste. Bei den tubitelen Netzspinnen (Ageleniden, Amaurobiiden) verläuft das Flächennetz nach einer Seite hin trichterartig in einen röhrenförmigen Schlupfwinkel, der besonders bei *Agelena* sehr lang sein kann. Einige Lycosiden bauen bekanntlich kurze Röhren in die Erde, z. B. *Tarentula fabrilis* Cl. und einige *Arctosa*-Arten (s. Dahl, 1908). Alle diese Beispiele fallen jedoch aus dem Rahmen meiner Untersuchungen heraus. Denn die Röhre dient ja diesen Arten gerade als Schlupfwinkel in der Ruhe, nicht zur Bewegung; die meisten biologischen Vorgänge spielen sich außerhalb davon ab.

Wirklich an ein Röhrenleben gebunden sind unter den einheimischen Spinnen nur *Atypus* und *Eresus*, also zwei systematisch durchaus fernstehende Gruppen. Vertreter beider Gattungen habe ich untersucht.

Röhrenbau ist bei den Mygalomorphen bekanntlich weit verbreitet (s. Berland, 1932). Von den drei Arten der einzigen auch in Deutschland vertretenen Familie Atypidae konnte ich mir lebendes Material von *Atypus affinis* Eichw., einer in den Kiefernwäldern bei Berlin häufigen Art, sehr reichlich beschaffen und auch am Biotop untersuchen. *Eresus niger* Pet., die einzige deutsche Eresidenart, scheint wesentlich lokaler verbreitet zu sein. Ich fand sie bisher nur an wenigen eng begrenzten Stellen in der weiteren Umgebung von Berlin, doch auch dann in ausreichend großer Individuenzahl.

Gemeinsam ist beiden Arten, daß die Spinnen ihre Erdröhren fast nie verlassen; nur die reifen ♂♂ vagabundieren. Die Lage der Röhre ist mehr oder weniger vertikal, ihre Form aber völlig verschieden. Bei *Atypus* ist sie sehr lang und am oberen Ende blind geschlossen, bei *Eresus* kurz und oben mit einer manchmal trichterförmig erweiterten Öffnung, die mit den Kräuselfäden des Cribellums

ausgekleidet ist. Die Anforderungen, die die Lokomotion in der Röhre an die Spinne stellt, sind natürlich bei *Atypus* infolge der größeren Röhrenlänge andere als bei *Eresus*. Doch mußte es interessant sein, zwei Vertreter von ganz verschiedener systematischer Stellung hierbei zu vergleichen.

Genaueres über die Lokomotion terrikoler Spinnen in ihren Röhren ist bisher nicht bekannt geworden (vgl. Anm. 1).

I. *Atypus affinis* Eichw. [1]).

Die Länge des senkrechten unterirdischen Röhrenteiles ist meist bedeutend, sie beträgt bei reifen ♀♀ durchschnittlich 40—50 cm; bei einem ♀ maß ich sogar 63 cm, wozu dann noch der oberirdische Teil kam.

Ein Röhrenleben, wie es *Atypus* zeigt, erfordert natürlich eine Anpassung, die den veränderten räumlichen Bedingungen entspricht. Auch die Anforderungen, die das große Körpergewicht (beim Graben noch durch die Menge der zwischen den Cheliceren heraufgeschafften Erde vergrößert) an die Spinne und besonders an das Gespinst bei der Lokomotion in der senkrechten Röhre stellt, sind groß. Tatsächlich ist, wie Berland (1932) erwähnt, bei den röhrenbewohnenden Mygalomorphen eine weitgehende Anpassung festzustellen, die ihnen eine schnelle Lokomotion in der Röhre gestattet [2]). Das ist gerade bei *Atypus* sehr wichtig, wo der oberirdische Röhrenteil zum Beutefang dient; kommt ein Beutetier mit ihm in Berührung, so muß die Reaktion der Spinne sehr schnell einsetzen, wenn sie Erfolg haben soll. Tatsächlich erscheint nach vielen Beobachtungen, die ich im Freien an *Atypus affinis* machte, die Insassin der Röhre in solchen Fällen meist in erstaunlich kurzer Zeit, was sich an leichter Bewegung und Wölbung des oberirdischen Röhrenteiles erkennen läßt, und beißt in der charakteristischen Weise durch die Wand zu. Die Geschwindigkeit der Lokomotion muß also recht

1) Auf die eigenartige Lokomotion in der Röhre bei dieser Art habe ich bereits an anderer Stelle (Märk. Tierw. **2**, 257—276, 1937) kurz hingewiesen, wo ich auf ökologische, faunistische und systematische Fragen näher eingegangen bin. Ich habe dort auch über die Röhre (Form, Länge u. a.) genauere Angaben gemacht.

2) „Les pattes antérieures sont plus ou moins incurvées dans leurs premiers articles, afin que ceux-ci épousent exactement la forme du cephalothorax; cette disposition évidemment adaptée à la vie et au déplacement dans un terrier étroit, souvent à peine plus large que le diamètre du corps, et la preuve, si elle en était nécessaire, est donnée par ce fait que ces araignées, très agiles dans leur terrier, ne peuvent souvent se mouvoir que très lentement et maladroitement lorsqu'on les en extrait."

groß sein, auch wenn man annimmt, daß die Spinne sich nicht immer vorher im untersten Teil ihrer Wohnung befand.

Da mir Untersuchungen an der unterirdischen Röhre natürlich nicht möglich waren, wurden sie an ausgegrabenen und weitgehend vom anhaftenden Sand befreiten Röhren ausgeführt. Als gut geeignet erwiesen sich auch Glasröhren von entsprechendem Durchmesser, die ich mit einer Spinne in senkrechter Lage und lichtgeschützt aufstellte und deren Innenwand dann bald von Gespinst ausgekleidet wurde. Nur so war auch in der Körperlängsrichtung eine Beobachtung der Beinhaltung möglich.

a) Funktion der Beine.

Bei der Lokomotion in der senkrechten Röhre stehen bei *Atypus affinis* die beiden mittleren Beinpaare durch ihre mehr dorsale Haltung den beiden extremen gegenüber (Abb. 34). Am meisten ventral liegen die Angriffspunkte des 4. Beinpaares. Wie bei fast allen Spinnen ist auch hier das 4. Fe gekrümmt. Etwas weiter seitlich arbeitet das 1. Beinpaar, dessen Haltung eine besondere Anpassung des hier durch die Größe des Chelicerenbasalgliedes stark behinderten 1. Fe erfordert. Dieses Beinglied ist deshalb nicht nur gekrümmt, sondern außerdem auf der Vorderseite ausgebuchtet, so daß es bei Ansicht von oben median schmaler erscheint als an den Enden. Die konkave Form der Fe-Vorderseite paßt sich so an die konvexe Außenseite der Cheliceren an und gestattet eine ungehinderte Beweglichkeit. Die Angriffspunkte des 2. Beinpaares in einer normal weiten Röhre liegen schon dorsal von der Röhrenmitte, noch mehr aber die des 3 [1]). Als morphologische Anpassung an die Haltung der Beine ist die Stellung der Hüften am Rumpf anzusehen, deren Längsachse schräg nach oben zeigt.

Da *Atypus affinis*, wie Beobachtungen zeigten, auch bei Lokomotion in der Röhre streng dem Diagonalrhythmus folgt, so ergibt sich aus der Beinhaltung, daß auf jeder Körperseite immer ein ventral und ein dorsal angreifendes Bein gemeinsam arbeiten. Wenn z. B. links das 1. und 3. und rechts das 2. und 4. Bein durch Remotion dem Körper einen Vorschub erteilen, dann hängt dieser, da natürlich die anderen vier Beine in Promotion frei vom Substrat

1) Beim Graben der Röhre, das mit den Cheliceren und mit nach oben gerichtetem Abdomen erfolgt, beobachtete Nielsen (1932) eine ähnliche Haltung des 3. Beinpaares (das 2. konnte er nicht erkennen): „The third pair of legs were strongly bent and raised above and across the back, and they were supported against the wall of the burrow".

nach vorn gebracht werden, an vier Punkten in der Röhre, die sich sehr gleichmäßig auf deren Wand verteilen (Abb. 34a). Beim nächsten Schritt treten die anderen vier Beine in Aktion, deren Angriffspunkte wieder andere Teile der Röhre, aber in einem sehr ähnlichen Verhältnis, beanspruchen. Diese Tatsache halte ich aus folgenden Gründen für biologisch äußerst bedeutend.

1. Die Röhre ist, besonders in den unteren Teilen, sehr zart. Durch die Verteilung der vier lokomotorischen Angriffspunkte wird die mechanische Beanspruchung von der ganzen Röhre getragen, nicht nur von einer Seite.

2. Trotz ihrer Feinheit gelingt es nicht selten, die Röhren im ganzen aus dem Boden zu ziehen, ohne sie auszugraben. Der Halt liegt hauptsächlich in der Befestigung des oberirdischen Teiles; dagegen ist die Verankerung der unterirdischen Röhre im Boden nur sehr locker.

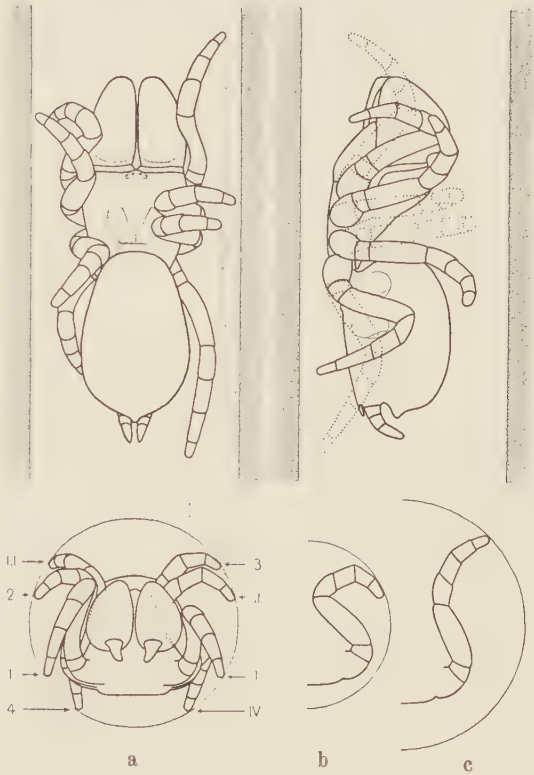

Abb. 34. *Atypus affinis* Eichw. ♀. Lokomotion in der senkrechten Röhre. Die Haltung der Beine bei Ansicht von dorsal, lateral und in der Körperlängsrichtung von vorn gesehen (a). Die im Bewegungsrhythmus gleichmäßig arbeitenden Beine sind mit römischen bzw. arabischen Zahlen bezeichnet. Die Haltung des 3. Beines in einer engen (b) und einer weiten (c Röhre. 2×.

Würde *Atypus* deshalb wie andere Spinnen beim Klettern seine Beine nur ventral gebrauchen und damit nur eine Seite der Röhrenwand beanspruchen[1]), so wäre ein Ablösen der Wand von dem sie umgebenden Boden die Folge. Die gleichmäßige Form der Röhren-

1) McCook (1890) und Berland (1932) stellen in Abbildungen für *Cyclocosmia* die Beinhaltung in der Röhre in dieser Weise dar.

höhlung ist aber für die Schnelligkeit der Lokomotion wichtig und nach allen meinen Beobachtungen auch immer vorhanden [1]). Um sie zu erhalten, muß die Beanspruchung auf allen Seiten gleichmäßig sein.

3. Durch die Haltung des 2. und 3. Beinpaares ist auch eine Lokomotion nur durch Anstemmen möglich. Wie Beobachtungen lehrten, können Spinnen, deren Röhre beim Herausziehen zerrissen ist, sich in dem Erdgang trotz lockeren Bodens auch ohne die Gespinstauskleidung wieder emporarbeiten. Ebenso vermag *Atypus* in völlig unbesponnenen Glasröhren zu klettern, wo die Stacheln und Klauen der Beine keinen Halt finden. Diese Fähigkeit ist biologisch sehr wertvoll, da man — offenbar durch Tiere — abgerissene Röhren im Freien nicht selten findet.

b) Klauen und Stacheln.

Die Ausbildung der lokomotorisch angreifenden Teile steht in engem Zusammenhang mit der Haltung der Beine. Das Grundprinzip ist die Schaffung einer möglichst großen auftretenden Fläche, um sichersten Halt bei größter Schonung der Wand zu gewährleisten. Funktionell ergänzen sich Klauen und Stacheln.

Auffallend an den Tarsalklauen, auch an der hier kräftig ausgebildeten mittleren, ist die auch von Nielsen (1932) erwähnte Größe der Klauenzähne, die hinter der der Endkralle nicht zurücksteht (Abb. 35). Das bedeutet eine Vermehrung der angreifenden Teile beim Klettern in der Röhre.

Charakteristisch für die Bestachelung ist die gleichmäßige Kürze der Einzelstacheln und ihre Anhäufung dorsal an den distalen Gliedern des 2. und 3. Beinpaares. Im einzelnen ist ihre Anordnung und Zahl gewissen individuellen Schwankungen unterworfen.

4. Beinpaar: Die Klauen treten besonders bei steiler Beinhaltung (promoviertes Bein) in Aktion und werden bei Streckung durch die zahlreichen Stacheln unterstützt und abgelöst, die an der Unterseite des Ta stehen (Abb. 35b) und seitlich mehr in Borsten und Haare übergehen. Diese Stacheln sind schwächer als die des 2. und 3. Beines, aber sie stehen noch dichter. Sie geben dem 4. Bein einen Widerhalt auch noch bei stärkster Streckung; in ihrer Funktion sind sie also mit der ventralen Bestachelung des Mt-Endes bei vielen Jagdspinnen zu vergleichen.

1. Beinpaar: Hier sind ausschließlich die Klauen wirksam. (Es sind nur vereinzelte Stacheln vorhanden.) Die Stellung und Form der Fußklauen gleicht der des 2. Beinpaares (s. Abb. 35a). Ihre unsymmetrische Stellung zur mittleren Beinebene — die hintere Außenklaue liegt viel mehr nach innen gerückt als die vordere — erklärt sich aus der schrägen Richtung, die das 1. Beinpaar bei seiner Aktion zur Röhrenwand einnimmt (s. Abb. 34a); so können beide Klauen wirksam sein.

1) Beobachtungen an gefangenen Spinnen zeigten, daß der oberirdische Röhrenteil neugebildet wird, wenn er sehr stark zusammengefallen ist.

Aus gleichen Gründen sind sie auch am 4. Beinpaar unsymmetrisch gestellt (s. Abb. 35b), aber dort natürlich in umgekehrtem Sinne (die vordere Außenklaue nach innen gerückt).

2. Beinpaar (Abb. 35a): Der funktionelle Übergang zwischen Klauen und Stacheln ist hier nicht wie am 3. und 4. Beinpaar ausgeprägt. Die Klauen haben eine ähnliche Form und Stellung wie am 1. Beinpaar; doch berühren sie in der normalen dorsalen Beinhaltung die Röhrenwand nur im ersten Teil der Remotion. Bei fortschreitender Remotion legt sich der Ta mit dem Ende seiner Dorsalseite der Wand an; damit treten die Stacheln in Aktion, die am 2. Beinpaar streng auf die Dorsalseite von Ta und Mt beschränkt sind. In Röhren von größerem Durchmesser ist die Funktion der Klauen größer. In waagerechter Lage der Röhre — das entspricht meist dem oberirdischen Teil — wird das 2. Beinpaar ähnlich dem 1. ge-

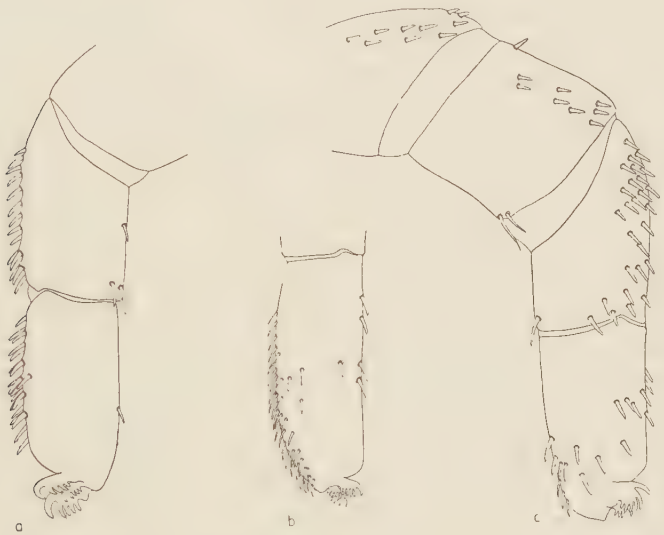

Abb. 35. *Atypus affinis* Eichw. ♀. Klauen und Stacheln an den Beinenden. a Ende des 2. Beines links, von hinten gesehen. b 4. Tarsus links, von vorn gesehen. c Ende des 3. Beines links, von vorn gesehen. 20×.

braucht, also weiter lateral bis ventral; auch dann haben natürlich die Klauen die größere Bedeutung.

3. Beinpaar (Abb. 35c): Das 3. Beinpaar zeigt schon durch seine kräftige Ausbildung — es hat die dicksten Glieder —, daß es hier eine besondere Funktion hat. Die Tarsalklauen werden weit zurückgebogen und sind so gestaltet, daß die Klauenzähne weiter als die Endkralle hervorragen; der Arbeitsweise des 3. Beinpaares entspricht die zur Beinebene symmetrische Lage der beiden Außenklauen. Stacheln sind an den 4 letzten Beingliedern vorhanden[1]). Sie spielen in normal

1) Da eine ähnliche Bestachelung auch bei anderen terricolen Mygalomorphen vorhanden ist, darf man vermuten, daß die Lokomotion in der Röhre in ähnlicher Weise erfolgt wie bei *Atypus*. — Eine zum Vergleich genauer untersuchte *Cteniza sauvagei* Rossi besaß, außer starker ventral-lateraler Bestachelung der Vorderbeine, dorsale Stacheln in größerer Menge nur am 3. Beinpaar, wo sie an Ti und Mt einen dichten, bürstenartigen Besatz bildeten. Die Tarsalklauen waren kräftig, am 3. Beinpaar nicht so stark wie bei *Atypus* zurückgebogen und mit im Verhältnis schwächeren Zähnen.

weiten Röhren die Hauptrolle, da das 3. Beinpaar in seiner dorsal gerichteten Haltung mehr oder weniger weit mit der Dorsalseite von Ta und Mt der Wand anliegt. Die Ausbreitung der Stacheln von der Dorsalseite dieser Glieder auch auf die vordere (nicht die hintere) Lateralseite trägt der Tatsache Rechnung, daß bei Remotion des Beines mehr die Vorderseite der Endglieder der Wand anliegt (s. Abb. 34).

Auch in der Röhre ist beim 3. Beinpaar die „Drehung um die Längsachse" deutlich. Die Beinebene dreht sich in gleichem Sinne wie beim Lauf (s. S. 403).

Da die Weite der Röhre bei einem Tier innerhalb gewisser Grenzen schwankt, untersuchte ich die Haltung der Beine in engen und weiten Röhren. Die Wohnröhre eines sehr großen ♀ hatte nach mehreren an verschiedenen Stellen vorgenommenen Messungen des Umfanges einen durchschnittlichen Durchmesser von 14,3 mm (maximal 16,5, minimal 13,0). Diese Spinne (K. L. 22,5 inkl. Cheliceren) war noch in einer von einem kleineren ♀ ausgekleideten Glasröhre von 11,0 mm Durchmesser zu einer normalen Lokomotion fähig; sie konnte sich allerdings darin gerade nicht mehr umdrehen. Die Beine des 3. und 2. Paares wurden hier über dem Körper einander weit genähert. Die Beugung der Beingelenke war stärker als in einer normal weiten Röhre, und die Endglieder lagen noch mehr mit ihrer bestachelten Oberseite der Wand an (Abb. 34 b). Von dieser Spinne wurde eine relativ weite Glasröhre von 16,8 mm Durchmesser ausgesponnen. Bei der Lokomotion wurde besonders das 3. Beinpaar unter geringer Beugung sehr weit dorsal gebraucht, wobei nur die Tarsalklauen als lokomotorisch angreifende Teile wirkten (Abb. 34c). In ähnlicher Weise, aber unter stärkerer Stützfunktion auch des 1. und 4. Beinpaares, die ventral gerichtet sich dem Druck der mittleren Beine entgegenstemmten, konnte dieses ♀ sogar in einer senkrechten, völlig unbesponnenen Glasröhre von 22 mm (!) Durchmesser noch klettern. Die dorsale Haltung der beiden mittleren Beinpaare ist also nicht etwa eine Folge der räumlichen Beschränktheit, sondern, wie ihre Anwendung auch in weitesten Röhren zeigt, eine Anpassung von größtem physiologischen und biologischen Wert.

Wie sich aus dem Gesagten ergibt, muß die Funktion der Klauen und Stacheln wie die Beinhaltung mit der Röhrenweite wechseln. In weiteren Teilen der Röhre treten beim 3. und 2. Beinpaar die Klauen, in engeren die Stacheln mehr in Aktion. Da die Wand der unterirdischen Röhre sehr weich und nachgiebig ist, legt sie sich natürlich noch mehr an die sie berührenden Teile der Beine an, als in Abb. 34 dargestellt ist, wo der Querschnitt als unveränderlich kreisrund angenommen ist.

Wie verhält sich nun das reife ♂, das bekanntlich vagabundiert und doch längere Zeit die Röhre eines ♀ bewohnt? Der Körper des ♂ ist bedeutend kleiner, die Beinlänge relativ größer als beim ♀. Morphologisch (Scheide dorsal-apikal am Mt und dorsale Umbiegung des Ta, Bestachelung am 3. und 4. Mt) und in der Art der Lokomotion auf der horizontalen Ebene (Steigerung von Geschwindigkeit und Schrittlänge, Körperhaltung) verhält sich das ♂ mehr wie eine Laufspinne. Stellung der Hüften, Vorhandensein kurzer dorsaler Stacheln an den Beinen u. a. zeigt eine Anpassung an das Röhrenleben. Im ganzen gesehen ist beim ♂ die Frage einer zweiseitigen Anpassung (an den Lauf und an die Lokomotion in der Röhre) in günstigster Weise gelöst; trotz der ganz verschiedenen Bedingungen ist in beiden Fällen die Lokomotion schnell und geschickt.

Ich untersuchte ♂♂ in Röhren von ♀♀, in denen ich sie ausgegraben hatte, und in von ♀♀ ausgesponnenen Glasröhren entsprechender Weite. Die Haltung der Beine ist ähnlich der des ♀; am meisten ventral greift das 4., am meisten dorsal das 3. an, Aber die dorsale Haltung der mittleren Beinpaare ist nicht so ausgeprägt. Das Mt-Gelenk gestattet beim ♂ dem Ta eine außerordentlich weitgehende Flexion auch in seitlicher Richtung. Das letzte Beinglied kann daher (besonders am 3. Beinpaar) der Wand ganz verschieden anliegen. Die Flexibilität des Ta im Mt-Gelenk ist gleichsam ein Kompromiß zwischen den genau entgegengesetzten Anforderungen, die eine Lokomotion auf der horizontalen Fläche und in der senkrechten Röhre an die Haltung des Ta und an seine Beweglichkeit im Mt-Gelenk stellen.

Das Angreifen der Beine an der Röhrenwand erfolgt meist mit den ventralen bis lateralen Seiten der Tarsen. Außer kurzen dorsalen Stacheln, die sich wie beim ♀ besonders an den Endgliedern des 3. und 2. Beines finden, sind in größerer Zahl lange Stacheln an der Ventralseite der Beine vorhanden. Stark verschieden vom ♀ und mehr den Laufspinnen ähnlich ist die Form der Tarsalklauen; die Medianklaue ist klein und ungezähnt, die Außenklauen nur mit wenigen, kleinen Zähnen besetzt.

c) Anpassung in der Beinlänge.

Es soll hier nicht die für röhrenbewohnende Mygalomorphen bekannte Tatsache einer verkürzten Beinlänge Erwähnung finden, sondern die Art der Verkürzung näher betrachtet werden. Es zeigt sich, daß die drei distalen Beinglieder in weit größerem Maße da-

von betroffen werden als die anderen. Wie groß darin die Unterschiede bei den beiden Geschlechtern von *Atypus affinis* sind, zeigt Tab. 13 an einem ♀ (K.L. 20,0) und einem ♂ (K.L. 13,0), die beide eine ungefähr gleiche durchschnittliche Beinlänge besaßen.

Tabelle 13. Länge der Beinglieder bei ♀ und ♂.

		Cx	Tr	Fe	Pt	Ti	Mt	Ta	Ganze Länge
1. Bein	♀	2,2	0,9	3,5	2,0	1,5	1,9	1,2	13,2
	♂	1,4	0,8	3,6	1,6	2,0	2,2	1,6	13,2
2. Bein	♀	2,1	0,8	3,3	2,0	1,2	1,5	1,0	11,9
	♂	1,3	0,7	3,0	1,5	1,5	2,2	1,6	11,8
3. Bein	♀	2,1	0,8	3,0	1,9	1,1	1,4	1,0	11,3
	♂	1,3	0,7	2,7	1,3	1,3	2,2	1,7	11,2
4. Bein	♀	2,4	0,8	3,7	2,0	1,8	2,2	1,3	14,2
	♂	1,4	0,7	3,6	1,3	2,1	3,3	2,4	14,8

Tabelle 14. Relative Länge der drei distalen Beinglieder bei einigen Mygalomorphen.

	Bein	Beinlänge inkl. Cx	Ti, Mt, Ta = % der Beinlänge		
Atypus affinis ♀ (K. L. 22,5)	1.	15,5	5,5	35,5	35,1 %
	2.	13,5	4,5	33,3	
	3.	12,9	4,1	31,8	
	4.	15,6	6,2	39,7	
Atypus affinis ♂ (K. L. 13,0)	1.	13,2	5,8	43,9	47,4 %
	2.	12,4	5,5	44,4	
	3.	12,0	5,7	47,5	
	4.	14,9	8,0	53,7	
Cteniza sauvagei ♀ (K. L. 28)	1.	21,0	7,6	36,2	39,7 %
	2.	19,3	7,2	37,3	
	3.	19,0	7,8	41,0	
	4.	25,1	11,2	44,6	
Pterinochilus murinus ♀ (K. L. 53)	1.	57	26	45,6	48,5 %
	2.	51	24	47,6	
	3.	47	23	48,9	
	4.	59	30,5	51,7	
Pterinochilus murinus ♂ (K. L. 48)	1.	63	30	47,6	50,2 %
	2.	57	28	49,1	
	3.	51	26	51,0	
	4.	64	34	53,1	

Am deutlichsten wird diese Tatsache, wenn man die Länge des distalen Beinteiles (Ti, Mt und Ta) im Verhältnis zur Gesamtbeinlänge betrachtet (Tab. 14). Bei *Atypus affinis* ♀ kam ich nach Messungen an verschiedenen Tieren für alle Beine zusammen auf durchschnittlich 33—35 %. Die relativ stärkste Verkürzung der Endglieder

wurde ausnahmslos am 3. Beinpaar festgestellt. Nach Messungen an drei ♂♂ ergaben sich fast übereinstimmend 47 %, also eine erheblich größere relative Länge des distalen Teiles der Beine. Eine ähnliche Verkürzung wie *Atypus* ♀ zeigte eine andere röhrenbewohnende Mygalomorphe, *Cteniza sauvagei* ♀, während Messungen an einer großen freijagenden Vogelspinne, *Pterinochilus murinus* Poc., ein ähnliches Resultat wie bei *Atypus* ♂ brachten. Bei den meisten Spinnen beträgt die durchschnittliche relative Länge des distalen Beinteiles ungefähr 50 % oder mehr (vgl. auch Tab. 15, S. 472).

Die Gründe für die Verkürzung speziell der distalen Beinglieder liegen in den Vorteilen, die diese Tatsache für die Lokomotion in einer Röhre bietet. Infoge der geringen Länge von Ti, Mt und Ta kann sich das ganze Beinende mehr der Röhrenwand anpassen; nur dadurch ist bei *Atypus* die Vergrößerung der angreifenden Fläche auf die Dorsalseite von Ta und Mt möglich. Daneben ist es für Beine, die wie hier das 3. und 2. hauptsächlich mit ihren proximalen Gelenken arbeiten, günstig, wenn ihr Endteil möglichst fest und unnachgiebig ist. Bei größerer Länge der distalen Beinglieder würde die Beanspruchung ihrer Gelenke in lateraler Richtung — also nicht in ihrer Beugungsrichtung — sehr groß sein; ein Arbeiten des 3. Beines, wie es Abb. 34 c zeigt, wäre kaum möglich. Tatsächlich erhält das Ende besonders der mittleren Beinpaare durch die Kürze der letzten Glieder eine große Stabilität.

II. *Eresus niger* Pet.

Die Röhre von *Eresus niger* ist kurz; ihr unterirdischer Teil ist nach Nielsen (1932) meist 5—7 cm lang, was ich nach meinen Beobachtungen bestätigen kann; doch findet man gelegentlich längere Röhren. Im mittleren und südlichen Deutschland scheint den Literaturangaben nach die Röhre meist unter Steinen angelegt zu werden, während ich sie bei Berlin an völlig steinfreien Stellen fand.

Es sei zunächst einiges über die Form der Wohnröhre gesagt. Nielsen unterscheidet nach verlassenen Röhren — lebende Tiere fand er nicht — zwei Formen, die besonders in der Größe des Fangnetzes abweichen. Die von mir gefundenen Röhren gehören mehr der Heidekrautform (kleines Fangnetz) an, ohne aber restlos mit deren Darstellung übereinzustimmen. Meist war der oberirdische Teil sehr kurz (1—2 cm) und so umgebogen, daß die Öffnung nahe am Boden lag und von oben nicht einzusehen war. Dieser Tat-

sache kommt ohne Frage insofern eine biologische Bedeutung zu, als durch Regen der Eingang automatisch verschlossen und ein Eindringen von Wasser unmöglich gemacht wird.

Der Querschnitt der Röhre ist oval und im Verhältnis zum Körper sehr eng. Der Durchmesser ist am größten am Eingang, von dem Haltefäden zu den umgebenden Pflanzen ausstrahlen, und nimmt gleichmäßig zum unteren Ende hin ab; doch ist die Differenz in der Weite im ganzen unterirdischen Teil nur gering. Die Verankerung im Boden ist relativ fest, und es gelingt trotz ihrer Kürze meist nicht, eine *Eresus*-Röhre ganz aus dem Boden herauszuziehen. Dazu kommt, daß hier das Gewebe eine mehr dehnbare und weichere Struktur hat als bei *Atypus*.

Abb. 36. *Eresus niger* Pet. ♀ in der Röhre. Es ist nur das 1. und 2. Beinpaar gezeichnet; die Haltung der hinteren Beinpaare ist sehr ähnlich. 2,5 ×.

Die Beinhaltung ist bei *Eresus* ähnlich der beim Lauf, sogar noch mehr ventral gerichtet, indem die Beine schräg liegen und so mit den Tarsen unter dem Körper zum Auftreten kommen (Abb. 36); die charakteristische dorsale Haltung der mittleren Beinpaare wie bei *Atypus* fehlt hier vollkommen. Aus den engen Raumverhältnissen ergibt es sich, daß das 2. Beinpaar mehr nach vorn, das 3. mehr nach hinten gerichtet arbeiten als beim Laufen auf der ebenen Fläche. Die Beanspruchung der Röhrenwand ist im Gegensatz zu *Atypus* eine völlig einseitige, was hier wegen der anderen Art und Länge der Röhre möglich ist. Nach allen meinen Beobachtungen ist die normale Haltung bei *Eresus* so, daß die Ventralseite der Wand zugekehrt ist, die am oberirdischen Röhrenteil oben liegt; an der Öffnung erscheint *Eresus* meist mit der Bauchseite nach oben gerichtet.

Als angreifende Teile bei der Lokomotion spielen die Tarsalklauen die Hauptrolle. Ihre Anwendung ist an den vorderen Beinpaaren deutlich zu erkennen, wenn *Eresus* in der Röhre hochklettert. Die Klauen sind groß und mit starken Zähnen besetzt, die aber hier nicht die Länge der Endkralle erreichen. Stacheln, die an der

Unterseite der letzten Beinglieder, besonders am Ende der Tarsen, zwischen den Haaren stehen, unterstützen offenbar die Funktion der Klauen. Beim Vorwärtslauf in der Röhre treten sie an den hinteren, beim Rückwärtslauf, der hier eine große Rolle spielt (s. S. 446), an den vorderen Beinpaaren in Aktion.

Es fragt sich, wie *Eresus* in seiner engen Röhre sich schnell rückwärts bewegen kann, wenn der Haarstrich am dicht behaarten Hinterleib deutlich nach hinten gerichtet ist. Die Haare sind auf dem Rücken des Abd. sehr gleichmäßig kurz und liegen, wie auch auf der Dorsalseite der Beine, sehr dicht an; sie stehen so schräg, daß ihre gebogenen Spitzen sich dem Körper zuneigen und deshalb bei einer Berührung mit der Wand, die entgegen ihrer Stellung erfolgt, keinen Widerhalt bieten. An der Ventralseite von Rumpf und Beinen stehen die Haare weiter ab.

Wie bei terricolen Mygalomorphen (s. oben) sind die Beine auch bei *Eresus* in ihren drei Endgliedern verkürzt, aber im Verhältnis schwächer, wie es der anderen Art der Röhre und dem Gebrauch der Beine bei der Lokomotion entspricht. Damit stimme ich nicht mit Berland (1932) überein, der eine Anpassung bei *Eresus* ablehnt: „Quant aux Eresidae, leur corps trapu et les pattes courtes suggéraient l'idée d'une adaptation à la vie dans les terriers, mais il n'en est rien en réalité, car un très grand nombre d'espèces de cette famille qui vivent an plein air sur des buissons ont la même forme que les terricoles et ne s'en distinguent par aucun charactère morphologique". Berland berücksichtigt hauptsächlich die Gesamtverkürzung der Beinlänge. Vergleicht man aber die relative Länge der distalen Beinglieder bei *Eresus* und *Stegodyphus* (freilebende, nicht terrikole Eresidengattung), den der genannte Autor (1927) als nichtröhrenbewohnende Form mit trotzdem verkürzter Beinlänge *Eresus* gegenüberstellt, dann kann über eine Anpassung bei *Eresus* kein Zweifel entstehen (s. Tab. 15).

Bei *Eresus niger* ♀ sind die drei Beinendglieder deutlich verkürzt gegenüber dem vagabundierenden ♂ und dem nichtröhrenbewohnenden *Stegodyphus*. Bei drei *Eresus* ♀♀ betrug die Länge des distalen Beinteiles durchschnittlich für alle Beine (errechnet wie in Tab. 15) nach genauen Messungen 41,3, 42,7 und 42,9 %; bei zwei ♂♂ ergaben sich 46,3 und 46,6 %, bei drei *Stegodyphus dufouri* ♀♀ 47,7, 47,8 und 48,5 %. Zum Vergleich seien die Werte bei einigen anderen Araneimorphen genannt; so betrug die Länge von Ti, Mt und Ta zusammen im Verhältnis zur ganzen Beinlänge

Tabelle 15. Relative Länge der drei distalen Beinglieder bei *Eresus* und *Stegodyphus*.

	Bein	Beinlänge inkl. Cx	Ti, Mt, Ta = % der Beinlänge		
Eresus niger ♀ (K. L. 10,8)	1.	9,6	4,2	43,7	41,3 %
	2.	8,5	3,6	42,3	
	3.	7,4	2,8	37,8	
	4.	10,4	4,3	41,3	
Eresus niger ♂ (K. L. 9,5)	1.	10,4	5,0	48,0	46,6 %
	2.	9,3	4,4	47.3	
	3.	8,0	3,4	42,5	
	4.	10,7	5,1	47,7	
Stegodyphus dufouri ♀ (K. L. 15,8)	1.	18,9	9,9	52,3	48,5 %
	2.	13,1	6,5	49,6	
	3.	10,6	4,7	44,3	
	4.	14,6	7,0	48,0	

(durchschnittlich für alle Beinpaare) bei einer Radnetzspinne, *Argiope brünnichii* SCOP., 54,9 % beim ♀, 57,4 % bei dem viel kleineren ♂, und bei einer Laufspinne, *Tarentula inquilina* CL., 53,5 % beim ♀ und 55,1 % beim ♂.

D. Die Lokomotion am Faden[1]).

Die Fortbewegung am Faden hat durch das Interesse, das der Netzbau der Spinnen schon immer erregt hat, bisher am meisten Beachtung gefunden. Es seien hier nur einige der wichtigsten Arbeiten genannt. KÄSTNER (1924) beschreibt das Klettern von *Aranea* an waagerechten und senkrechten Fäden. WIEHLE (1927) und PETERS (1933, 1937), die in zahlreichen Arbeiten die Frage des Radnetzbaues eingehend untersuchten, gehen in diesem Zusammenhang genauer auf die Lokomotion am Faden bei orbitelen Netzspinnen (besonders *Hyptiotes paradoxus* C. L. KOCH und *Aranea diadema* L.) ein. Erwähnt seien auch die Werke von MCCOOK (1890/3) und NIELSEN (1932), in denen allerdings zur Fortbewegung an Fäden nur allgemeine biologische Angaben, dagegen keine spezielleren über die Art der Lokomotion selbst gemacht werden.

Da die Funktion der Beine bei der für Spinnen so charakteristischen Fortbewegung an Fäden im einzelnen noch wenig bekannt

1) Das Laufen auf horizontalem Netz (Ageleniden) scheint im wesentlichen dem auf festem Substrat zu gleichen. Linyphiiden bewegen sich an der Unterseite ihres Deckennetzes sehr schnell vorwärts. Da in dieser hängenden Lage eine Steigerung der Schrittlänge wie bei schnellem Lauf (s. S. 436 ff.) natürlich ausgeschlossen ist, so dürfte die Schnelligkeit besonders auf gesteigerter Frequenz der Beinbewegung, weniger auf Vergrößerung der Schrittlänge beruhen.

ist [1]), habe ich auch diese Art der Lokomotion untersucht, wobei ich wieder Vertreter verschiedener Familien vergleichend heranzog; biologische Gesichtspunkte wurden unberücksichtigt gelassen. Meine Untersuchungen betrafen drei verschiedene und scharf gegeneinander abgegrenzte Arten der Fortbewegung am Faden: 1. das Ablassen am Faden, 2. das Hochklettern am freien Faden, 3. das Klettern am waagerechten Faden.

Wesentlich für die Lokomotion am Faden ist die Tatsache, daß das lokomotorische Angreifen der Beinenden auf einer geraden Linie, dem Faden, erfolgt. Daraus entstehen für die Zusammenarbeit der Beine gegenüber dem Lauf auf der Ebene ganz andere Bedingungen.

Zum Klettern und Festhalten am Faden dient nach den eingehenden Untersuchungen von Nielsen (1932) in erster Linie die Medianklaue in Verbindung mit den Afterklauen (akzessor. Kl.).

I. Ablassen am Faden.

Über das Nachziehen des Sicherungsfadens (securing-thread, dragline) lassen sich keine allgemeinen Angaben machen, wie man es in der Literatur gelegentlich findet; z. B. soll nach Nielsen (1932) *Lycosa* immer einen Faden beim Laufen nachziehen. Die Bedeutung der körperlichen Verfassung für die Sekretion des Spinnstoffes ist bekannt. Doch spielt auch die Frage der Zweckmäßigkeit dabei eine Rolle. Nach Heil (1936) springen Salticiden (*Evarcha*) bei weiten Fluchtsprüngen ohne Sicherungsfaden.

Verschiedentlich habe ich beobachtet, daß Spinnen erst einen Sicherungsfaden erzeugten, wenn sie zum Klettern veranlaßt wurden. Eine offensichtlich schlecht genährte *Aranea foliata*♀, die bei längeren über das Laufen auf der horizontalen Ebene angestellten Versuchen keinen Faden nachzog, wurde zum Klettern an einem Bleistift gebracht, heftete dort einen Faden an, um sich zu sichern, und zog daraufhin auch beim Laufen auf der Ebene ständig einen Faden nach. Ähnliche Feststellungen wurden an *Tegenaria*-Arten, aber auch an wirklichen Jagdspinnen (*Trochosa terricola*, *Clubiona* spec., *Marpissa rumpfi*) gemacht.

Beim Laufen auf völlig ebenem Substrat sind alle acht Beine aktiv für die Lokomotion tätig; der Sicherungsfaden wird ohne Beteiligung der Beine nachgezogen. Doch bemerkt Nielsen (1932): „The orbspiders, for *E. diademata* when walking, nearly always grasp

1) Von den genannten Autoren geht besonders Kästner auf das Arbeiten der Beine bei *Aranea* genauer ein.

the securing-thread with one of the hind tarsi, raising it somewhat, whereas the other spiders do not take this precaution". Diese Feststellung hat für natürliche Verhältnisse vollauf ihre Richtigkeit. Wenn man z. B. eine Kreuzspinne, die am Sicherungsfaden hängt, auf eine ebene Fläche niederläßt, so läuft sie meist auf sieben Beinen, mit einem 4. Bein am Faden anliegend, solange, bis sie diesen erneut am Substrat verankert hat; d. h. solange der letzte Anheftungspunkt über der jetzigen Laufebene und der Faden daher schräg zum Substrat liegt, wird er normalerweise von einem Bein des letzten Paares geführt und hochgehalten. Dieser Fall tritt unter natürlichen Verhältnissen infolge der Unebenheiten des Substrates meist ein, besonders natürlich beim Klettern (vgl. auch Klettern am waagerechten Faden).

Das Ablassen am Faden, d. h. die vertikal abwärts gerichtete Ortsbewegung durch Verlängerung eines am Ausgangspunkt befestigten Fadens [1]), kann ohne Zutun der Beine überhaupt erfolgen. Das scheint die Regel besonders bei Jagdspinnen zu sein. So streckten *Clubiona*-Arten, *Liocranum rupicola* Walck., *Segestria senoculata* L., *Oxyopes ramosus* Panz., *Marpissa rumpfi* Scop., *Philaeus chrysops* Poda, *Micrommata viridissima* Deg., *Xysticus*-Arten, *Philodromus aureolus* Cl., *Amaurobius fenestralis* Stroem. und *Tegenaria derhami* Scop. während des Absinkens alle Beine mehr oder weniger seitlich aus. Sobald das Ablassen jedoch aufhörte und die Spinne am Faden hängend verhielt, ergriff meist sofort ein Bein des letzten Paares den Faden über den Spinnwarzen. Seltener blieb das Tier in der Ablaßhaltung am Faden hängen (besonders oft bei *Oxyopes*). *Liocranum rupicola* ♀ legte nur bei längeren Haltepausen ein 4. Bein an den Faden. *Xysticus viaticus* L. ließ sich erschreckt mit eng angezogenen Beinen sehr schnell am Faden fallen und blieb zunächst in dieser Stellung hängen; erst nach längerer Zeit wurde die Beinhaltung gelockert, und ein Bein des letzten Paares ergriff den Faden.

Wird nach der Ruhehaltung das Ablassen fortgesetzt, dann gibt das am Faden liegende Bein diesen sofort wieder frei, und alle vier Beinpaare werden, wie oben beschrieben, gehalten.

Bei Lycosiden (*Tarentula*, *Lycosa*) und Drassiden (*Zelotes*, *Drassodes*, *Scotophaeus*) ging das Ablassen in gleicher Weise, aber meist mit großer Schnelligkeit und unter Bildung eines nur sehr feinen Fadens, vor sich. Es war hier, wie auch bei größeren *Tegenaria*,

1) Nach Warburton (1890) entsteht der Sicherungsfaden meist durch Verschmelzung aus zwei Fäden.

oft mehr ein abgebremster Fall. Diese Spinnen bewegen sich fast nur auf dem Boden laufend, nur selten kletternd, vorwärts. Für sie hat die Lokomotion am Faden daher biologisch kaum einen Wert.

Über das Ablassen junger *Atypus affinis* gibt Nielsen (1932) eine anschauliche Schilderung. Größere Tiere dieser Art sind dazu nach meinen Beobachtungen nicht imstande, weil die Festigkeit der Fäden nicht dem großen Gewicht entspricht.

Bei den charakteristischen Netzspinnen erfolgt das Ablassen in anderer Weise. Bei *Aranea diadema* L., *A. foliata* Fourcr., *Zilla litterata* Oliv., *Tetragnatha solandrii* Scop., *T. obtusa* C. L. Koch, *Pachygnatha degeeri* Sund., *Theridium tepidariorum* C. L. Koch, *T. denticulatum* Walck. und *Steatoda bipunctata* L. lag ein 4. Bein auch während des Ablassens am Faden, meist ohne sich dabei zu bewegen; die beiden letzten Beine wechselten sich gelegentlich ab. Nur wenn diese Spinnen sich sehr schnell fallen ließen, kam es gelegentlich vor, daß alle Beine an den Körper angezogen waren und keines den Faden berührte. Bei *Lephthyphantes nebulosus* Sund. wurde das Ablassen ohne Anlegen des 4. Beines an den Faden oft beobachtet. Das 1. Beinpaar wird bei Argiopiden weit dorsal gestreckt (Abb. 37), um den Körper beim Erreichen des Bodens aufzufangen; bei *Theridium* und *Steatoda* befindet es sich außerdem immer in lebhaft tastender Bewegung.

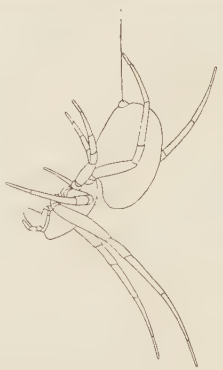

Abb. 37. *Aranea foliata* ♀, sich am Faden ablassend. 2×.

Schon bei den bisher genannten Spinnen war gelegentlich eine aktive Beteiligung des letzten Beinpaares am Ablassen festzustellen. So wurde bei einigen Netzspinnen *(Theridium, Steatoda, Lephthyphantes)* durch eine Streckung des am Faden liegenden Beines das Absinken manchmal wieder in Gang gesetzt, wenn die Spinne eine Zeitlang still hängend verhofft hatte. Durch das Bein wurde die stagnierende Ausstoßung des Fadens gleichsam „über den toten Punkt" gebracht. Das weitere Absinken erfolgte dann ohne Zutun der Beine nur durch das Gewicht des Körpers.

Ein *Amaurobius fenestralis* ♀ zeigte diese Funktion noch deutlicher. Beim langsamen Ablassen waren, wie oben als normal beschrieben, alle Beine frei vom Faden. Bei schnellerem Absinken jedoch trat ein 4. Bein — mit dem anderen nach wenigen Sekunden abwechselnd — in Aktion, indem es in schneller Folge den Faden an den Spinnwarzen

faßte und durch Streckung herauszog; das Körpergewicht erhielt durch das Arbeiten des Beines eine Unterstützung und die Sinkgeschwindigkeit erhöhte sich.

Eine sehr kleine *Tegenaria* juv. (K. L. 1,6) schien zum größeren Teil durch diese aktive Leistung des 4. Beines zu sinken.

Am deutlichsten ließ sich diese Tatsache bei *Pholcus opilionides* Schr. beobachten. Die von mir untersuchten Spinnen dieser Art (1 ♂, 2 ♀♀) schienen ohne Beteiligung der Beine gar nicht absinken zu können. Hier arbeiteten die beiden letzten Beine abwechselnd (selten nur eins) wie beim Lauf [1]), indem sie den Faden über den Spinnwarzen faßten und durch Streckung herauszogen. Die Spinne sank nur um soviel tiefer, wie der aktive Vorschub der Beine betrug [2]).

Das 4. Beinpaar ist also beim Ablassen am Faden als ein Regulator der Sinkgeschwindigkeit anzusehen, der die in gleicher Weise arbeitenden Spinndrüsen unterstützt; der für das Absinken selbst wichtigste, aber unveränderliche Faktor ist das Körpergewicht. Dessen Verschiedenheiten auszugleichen, ist die Hauptfunktion des letzten Beinpaares beim Ablassen. Es wirkt dabei nicht nur als bremsender Faktor, was schon v. Kennel (1895) [3]) erwähnt, sondern bei geringem Körpergewicht auch als beschleunigender.

II. Hochklettern am freien Faden.

Will eine Spinne an ihrem frei hängenden Faden wieder senkrecht emporklettern, dann richtet sie den Körper zunächst mit Hilfe des 4. Beinpaares hoch. Das Klettern selbst ist charakterisiert durch die Bewegung der beiden vorderen Beinpaare, während die hinteren oft fast unbeweglich nach den Seiten gehalten werden. Der eingeholte Faden wird immer aufgeknäuelt.

1) Bei *Amaurobius ferox* ♂♂ habe ich gelegentlich Ähnliches beobachtet; jedoch trat hier das Arbeiten der Beine nur als beschleunigender Faktor zu dem Körpergewicht.

2) Sehr ähnlich ist das Fadenschießen. *Pholcus opilionides* hängt sich dazu an einem Faden auf, so daß der Körper ungefähr waagerecht liegt, und bewegt diesen dann ziemlich langsam (ca. 2 mal pro Sekunde) auf und ab, um plötzlich abwechselnd mit den beiden hintersten Beinen in schneller Bewegung (jedes Bein ca. 3 mal pro Sekunde) einen Faden aus den Spinnwarzen abzuhaspeln, der vom Luftzug fortgeführt wird und als Brückenfaden dient. — Eine ähnliche Art des Fadenschießens wird fälschlich von v. Kennel (1895) — eine derartige Bemerkung für *Aranea angulata* findet sich auch bei Fabre (1905) — für Radnetzspinnen angenommen, wo es bekanntlich immer ohne Beteiligung der Hinterbeine erfolgt.

3) „Das Gewicht der Spinne genügt natürlich immer zum Herausziehen des Fadens; allein wenn sich ganz kleine Spinnen an einem Faden herablassen, geschieht dies recht langsam und allmählich, während große Tiere fast mit der Schnelligkeit des freien Falles herunterkommen, wenn sie nicht mit der Hinterklaue durch Reibung den Fall verlangsamen".

Kästner (1924) beschreibt diese Art der Ortsbewegung bei der Kreuzspinne: „Sie benutzt dabei das 1. Beinpaar, ein Bein des 2. Beinpaares und das gegenüberliegende 3. Bein. Manchmal arbeiten auch beide Beine des 2. Beinpaares mit". Dieser letztere Fall ist nach meinen Beobachtungen bei Netzspinnen die Regel. Eine aktive Beteiligung des 3. Beinpaares an der Lokomotion habe ich gerade bei *Aranea* nicht festgestellt. Seine wichtigste Funktion besteht vielmehr darin, den eingeholten Faden aufzuknäueln, wobei es, wie auch Kästner bemerkt, von den Tastern [1]) unterstützt wird. Bei Jagdspinnen ist meist das 3. und 4. Beinpaar völlig bewegungslos seitwärts gestreckt; das Aufknäueln des Fadens erfolgt z. B. bei Salticiden und Clubioniden ohne Beteiligung des 3. Beinpaares.

Vom Knäuel verläuft der Faden während des Hochkletterns oft über das Ende eines 4. Beines im Winkel zu den Spinnwarzen. Obgleich eine genaue Beobachtung des Fadenverlaufes durch die Schnelligkeit der Lokomotion erschwert ist, war diese Tatsache bei verschiedenen Arten (*Philaeus chrysops* Poda, *Amaurobius fenestralis* Stroem., *Oxyopes ramosus* Panz., *Clubiona subsultans* Thor.) sicher festzustellen (Abb. 38). Bei *Aranea foliata* habe ich beide Möglichkeiten beobachtet: Manchmal verlief der Faden wie beschrieben, manchmal dagegen direkt vom Knäuel zu den Spinnwarzen. In allen Fällen blieb jedenfalls die Verbindung des eingeholten Fadens mit den Spinnwarzen bestehen. Eine Spinne, die am freien Faden hochklettert, ist daher imstande, sich sofort wieder von neuem abzulassen, wobei das Knäuel am Faden hängen bleibt und sich nicht wieder entrollt.

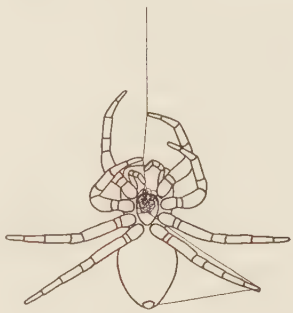

Abb. 38. Springspinne (*Philaeus*) am freien Faden hochkletternd. 2,3×.

Bei manchen Spinnen war die Beteiligung des letzten Beinpaares am Aufknäueln größer (*Lephthyphantes nebulosus* Sund., *Tegenaria* juv.). Bei *Pholcus opilionides* Schr. greifen die beiden letzten Beine abwechselnd vor, übernehmen von den Beinen des 3. Paares, die hier ähnlich den vorderen Beinen bewegt werden, den Faden und knäueln

1) Die Palpen spielen als Mittel zum Festhalten bei der Lokomotion am Faden eine wichtige Rolle, besonders dann, wenn die vorderen Beine zum Tasten gebraucht werden.

ihn zwischen sich auf, während gleichzeitig die Verbindung mit den Spinnwarzen erhalten bleibt.

Amaurobius ferox Walck. soll nach Nielsen (1932) am eigenen Sicherungsfaden nicht hochklettern können, da die Beine infolge Fehlens der akzessorischen Klauen am Faden keinen Halt finden. ♂♂ dieser Art — ♀♀ standen mir nicht zur Verfügung — ließen sich am Faden meist schnell fallen; jedenfalls konnte ich sie nicht zu einem Versuch, am Faden wieder hochzuklettern, veranlassen. Bei *A. fenestralis* Stroem. dagegen ließ sich ein normales Hochklettern (mit 1. u. 2. Beinpaar, 3. den Faden aufknäuelnd) beobachten, das zwar langsam (ähnlich *Tegenaria*), aber auch bei nur entsprechend langsamer Beinbewegung vor sich ging. Ein ♀ machte bei 10 cm Weg am senkrechten freien Faden 9 Remotionen jedes Vorderbeines; die Strecke entsprach also durchaus dem von den Beinen geleisteten Vorschub, und ein Abgleiten der Klauen konnte hier nicht stattgefunden haben.

Junge *Atypus affinis* benutzen nach Nielsen nur die Beine einer Körperseite beim Hochklettern. Die morphologischen Gründe dafür liegen weniger in der Breite des Ceph und der Kürze der Beine, wie der genannte Autor annimmt, als in der Stellung der Hüften und der dorsalen Haltung der Beine, die in Verbindung mit der Verkürzung der distalen Beinglieder [1]) ein Zusammenarbeiten der Tarsen beider Körperseiten an der Ventralseite beim 2. und 3. Beinpaar unmöglich machen.

Die Geschwindigkeit beim Hochklettern am freien Faden ist besonders bei Argiopiden recht bedeutend. Eine *Zilla* juv. (K. L. 1,5) kletterte 10,5 cm in 5 sec, *Aranea foliata* ♀♀ meist 10–12 cm pro sec. Das ist eine größere Geschwindigkeit, als diese Spinnen in horizontaler Richtung beim Laufen auf festem, ebenem Substrat erreichten.

III. Klettern am waagerechten Faden.

Bei Untersuchung einiger Jagdspinnen, deren eigene Fäden nicht die nötige Festigkeit besaßen, habe ich als Versuchsfäden die von *Aranea*-Arten (*A. diadema*, *A. foliata*) benutzt.

Die Lokomotion am waagerechten Faden erfolgt mit hängendem Körper; es ist also eine Art Hangeln. Charakteristisch ist das Nachziehen des Sicherungsfadens, der am Hauptfaden von Zeit zu Zeit befestigt wird. Bei typischen Netzspinnen (*Aranea*, *Zilla*, *Theridium*,

1) Wie *Hyptiotes* beweist, ist eine geringe Beinlänge noch keinesfalls als eine für die Lokomotion am Faden ungünstige Tatsache anzusehen.

Steatoda, Linyphia, Lephthyphantes, Tetragnatha, Pachygnatha[1]*, Pholcus)* wird er von einem 4. Bein geführt, was schon Kirby (Stuttgart 1823) und Blackwall (1835) für Radnetzspinnen erwähnen und wie es Peters (1937) für *Aranea* treffend abbildet. Bei Versuchen mit anderen Spinnen *(Tegenaria, Amaurobius, Clubiona, Liocranum, Segestria, Harpactes, Tarentula, Oxyopes, Marpissa, Philaeus, Xysticus, Philodromus, Coriarachne)* hielt kein Bein den Sicherungsfaden, der auch hier gebildet wurde, sondern das letzte Beinpaar war wie die anderen aktiv an der Lokomotion beteiligt, wurde gelegentlich mehr oder weniger deutlich am Hauptfaden nachgeschleift oder ragte sogar manchmal bewegungslos in die Luft. Unterschiede beim Laufen an eigenen oder *Aranea*-Fäden bestanden hierin nicht. Drassiden (*Drassodes, Pterotricha, Scotophaeus*) erwiesen sich an *Aranea foliata*-Fäden — an eigenen konnten sie nicht untersucht werden — als die ungeschicktesten Kletterer, die sich mit den meisten Beinen nur durch Überschlagen über den Faden festhielten. Ähnlich verhielten sich auch *Micrommata* und *Thanatus*, während andere zweiklauige Spinnen (Salticiden, *Xysticus, Clubiona* u. a.) recht geschickt kletterten. Auch *Argyroneta* kann an *Aranea*-Fäden laufen, ohne dabei allerdings im Bewegungsrhythmus der Beine irgendeine Regelmäßigkeit zu zeigen.

Bei den typischen Netzspinnen (s. o. *Aranea* usw.) lag die aktive lokomotorische Funktion oft allein beim 1. und 2. Beinpaar. „Die letzten Beinpaare bleiben dabei völlig bewegungslos, sie gleiten, die Körperlast tragend, am Faden nach" (Kästner, 1924, *Aranea diadema*). Wie Beobachtungen zeigten, kann sich auch bei *Aranea* gelegentlich das 3. Beinpaar aktiv an der Lokomotion beteiligen, was bei anderen Netzspinnen (z. B. *Theridium, Pholcus, Lephthyphantes*) immer festzustellen war.

Die Bewegung der Beine folgt im wesentlichen dem Diagonalschema[2], das aber nicht streng eingehalten wird; vielmehr zeigt sich — abgesehen von der unbewegten Haltung des 4. (und 3.) Beinpaares — auch bei den vorderen ein merkliches Abweichen in der Bewegungsfolge. Nach Beobachtungen an *Aranea foliata* Fourcr. arbeitet das 1. Bein einer Seite etwas später als das 2. der anderen Seite, mit dem es sich — im diagonalen Sinne — synchron bewegen müßte, d. h. das 2. Bein befindet sich schon bei der Remotion, wenn

1) Das Fehlen eines Netzes bei *Pachygnatha* ist eine sekundäre Erscheinung.

2) Bei schlecht kletternden Spinnen (*Tegenaria, Amaurobius,* die meisten Jagdspinnen) war eine bestimmte Reihenfolge in der Bewegung der Beine gar nicht festzustellen.

das 1. erst damit beginnt. Die Bewegungsfolge ist ungefähr in folgender Weise auszudrücken (l=links, r=rechts):

2l . . 1r . . . . 2r . . 1l . . . . 2l . . 1r . . . . 2r . . 1l . . . .

Auch darin zeigt sich die Anpassungsfähigkeit des Bewegungsrhythmus. Ein Arbeiten der Beine streng im diagonalen Zweitakt kann beim Klettern nicht von Vorteil sein; die removierten Beine könnten erst dann den Faden loslassen, wenn die anderen ihn sicher gefaßt haben. Was beim Laufen auf dem Substrat für die Vergrößerung der Schrittlänge günstig wirkt, muß hier die Schnelligkeit hemmen. Durch die angewendete Bewegungsfolge der Beine ist dauernd sicherer Halt am Faden durch mindestens ein Bein des 1. oder 2. Paares vorhanden; es tritt daher niemals eine Hemmung ein.

Die Schnelligkeit der Lokomotion am horizontalen Faden scheint, wie Vergleichsmessungen an *Aranea foliata*, *Zilla litterata*, *Dictyna viridissima* und *Steatoda bipunctata* ergaben, nicht wesentlich größer zu sein als beim Hochklettern am senkrechten freien Faden. Bemerkenswert groß ist die Geschwindigkeit bei Argiopiden *(Aranea foliata* bis 13 cm/sec*)* und Tetragnathiden.

Eine andere Art der Lokomotion an waagerechten Fäden, die Wiehle (1927) bei *Hyptiotes paradoxus* C. L. Koch und Peters (1933, 1937) bei *Aranea diadema* L. beschreiben, ist bei den Netzspinnen offenbar weit verbreitet; ich habe sie auch bei *Tetragnatha*, *Pachygnatha*, *Theridium*, *Steatoda* und *Zilla* beobachtet. Diese Methode — ich will sie hier kurz als „*Hyptiotes*-Methode" bezeichnen — besteht darin, daß der vorhandene Faden zerbissen wird (Peters, *Aranea diadema*) und die Spinne selbst die Verbindung zwischen beiden Fadenstücken darstellt[1]) (s. Peters, 1937, fig. 2b). Die Lokomotion erfolgt hier in zwei Abschnitten: Zunächst wird nur Faden aus den Spinnwarzen produziert, wobei die vorderen Beine ohne Bewegung das andere Fadenende halten; die Spinne sinkt dadurch (oft sehr schnell) tiefer. Dann beginnen die vorderen Beine zu arbeiten und den Faden einzuziehen, wobei aus den Spinnwarzen weiter Faden nachgelassen wird. Ein 4. Bein liegt dauernd am Sicherungsfaden, während das 3. Beinpaar meist den eingeholten Faden aufknäuelt.

Nach Peters wird diese Art der Lokomotion am Faden von *Aranea diadema* während des Netzbaues beim Ziehen der Speichen

1) Nielsen (1932) erwähnt Ähnliches von einer *Clubiona* juv. beim Herstellen eines Brückenfadens und einer *Aranea diadema* beim Reinigen eines Fadens von anhängenden Netzteilen.

und bei Herstellung des Grundgerüstes angewendet. Für *Hyptiotes paradoxus* ist sie geradezu charakteristisch, da sich Spinnen dieser Art nach Wiehle nur so am Faden vorwärtsbewegen. *Aranea foliata* und *Zilla litterata* benutzten bei Versuchen mit ihren eigenen Fäden, die ich waagerecht ausspannte, fast in gleicher Weise beide Arten der Lokomotion, d. h. manchmal kletterten sie am Faden entlang, manchmal zerbissen sie ihn und bewegten sich in der zuletzt beschriebenen Weise vorwärts. Oft liefen sie ein Stück am Faden entlang und zerbissen ihn erst dann. Andererseits wurde bei Anwendung der „*Hyptiotes*-Methode" manchmal noch vor dem Erreichen des Fadenendes die Verbindung zwischen beiden Fadenstücken wieder hergestellt und das Weiterlaufen erfolgte dann am Hauptfaden. Zwei *Aranea gibbosa* ♂♂ liefen bei allen Versuchen nur am Hauptfaden entlang ohne ihn zu zerbeißen. *Tetragnatha solandrii* und *T. obtusa* benutzten überwiegend, eine *Pachygnatha degeeri* ♀ fast ausschließlich die „*Hyptiotes*-Methode". Bei *Theridium tepidariorum*, *T. denticulatum* und *Steatoda bipunctata* fanden an eigenen Fäden beide Arten der Lokomotion in fast gleicher Weise Anwendung; bei Versuchen mit *Aranea*-Fäden wurden diese niemals zerbissen, sondern immer als Weg benutzt.

Nach meinen Beobachtungen scheint die „*Hyptiotes*-Methode" nur an feinen Fäden angewendet zu werden. Doch habe ich die biologische Seite dieser Frage nicht näher untersucht; es sollen daher aus den gemachten Feststellungen keine weiteren Schlüsse gezogen werden.

Das Klettern an vorhandenen, beiderseits befestigten Fäden, folgt auch bei schräger oder steiler Lage ungefähr dem hier für die horizontale Richtung beschriebenen Schema. Im Prinzip ist auch das Ablassen und Hochklettern am freien (nur oben befestigten) Faden nicht anders; nur kann ein Teil der Beine nicht in Aktion treten. Beim Ablassen, wo überhaupt nur das letzte Beinpaar eine lokomotorische Rolle zu spielen vermag, legen die Arten ein 4. Bein an den Faden, die es auch beim Klettern am waagerechten Faden tun. Beim Hochklettern am freien Faden ist die Funktion der vorderen Beine sehr ähnlich der beim Laufen an waagerechten Fäden; nur das 4. Beinpaar wird anders gehalten, da ja ein Sicherungsfaden nicht nachgezogen wird.

Es sei noch kurz auf das Beinlängenverhältnis und seine Bedeutung für die Lokomotion am Faden hingewiesen. Die große lokomotorische Funktion der beiden vorderen Beinpaare erfordert

eine kräftige Ausbildung. Die als Kompensation erscheinende starke Verkürzung des 3. Beinpaares ist auch für die Lokomotion am Faden günstig; bei größerer Länge würde z. B. beim Klettern am waagerechten Faden der Körper tiefer zu hängen kommen, was für das Arbeiten der Vorderbeine, die Befestigung des Sicherungsfadens, die Beteiligung der Taster u. a. nachteilig wäre. Dem entspricht, daß die am geschicktesten kletternden Netzspinnen ein kurzes 3. Beinpaar besitzen. Günstig im Sinne der Lokomotion am Faden ist also im Gegensatz zu dem, was ich früher über Laufspinnen sagte, ein ungleiches Längenverhältnis der Beine mit langen Vorderbeinen und kurzem 3. Beinpaar. Dieses Längenverhältnis, das bei den typischen Netzspinnen vorherrscht (s. Tab. 16), ist als Anpassung an die biologisch wichtige und oft benutzte Lokomotion am Faden anzusehen[1]).

Tabelle 16. Relative Beinlänge (auf das 1. Bein bezogen) bei einigen Netzspinnen (♀♀).

	1.	2.	3.	4.
Aranea reaumuri	100	91	62	88
Argiope brünnichii	100	96	59	95
Zilla litterata	100	77	51	64
Meta merianae	100	83	52	67
Tetragnatha solandrii	100	65	33	59
Pachygnatha clerckii	100	93	59	84
Hyptiotes paradoxus	100	80	63	100
Theridium tepidariorum	100	67	48	78
Steatoda bipunctata	100	81	66	91
Linyphia marginata	100	90	61	85
Ero tuberculata	100	82	52	69

E. Die Lokomotion auf und im Wasser.

Ein mehr oder weniger ausgeprägtes Wasserleben ist für eine ganze Reihe von Spinnen bekannt (s. Bristowe, Ann. Mag. Nat. Hist. 10. ser. 6, 1930 u. 8, 1931). Dauernd submers vermag nur *Argyroneta aquatica* L. zu leben. Viele Arten können aber auf der Oberfläche des Wassers laufen oder schwimmen.

I. Lokomotion auf der Wasseroberfläche.

Die Fähigkeit zu einer solchen Fortbewegung hat in der Literatur besonders für einige Citigraden (*Dolomedes*, *Thalassius*, *Pirata*) schon oft Erwähnung gefunden. Doch wurden in diesem Zusammenhang

1) Es sei hierzu auch eine Arbeit von Peters (Z. Morph. u. Ökol. **32**, 1937) erwähnt, in der Beziehungen zwischen Körperbau (Beinlänge, Beinhaltung im Netz) und Netzform näher untersucht werden.

noch niemals andere Spinnen zur vergleichenden Untersuchung herangezogen. Spezieller auf die Art der Lokomotion selbst, besonders das Arbeiten der Beine, geht allein Kästner (1937) bei einigen Lycosiden ein.

Über die zahlreichen Versuche, die ich hierzu unternommen habe, soll nur kurz berichtet werden. Es ergab sich, daß die meisten Arten infolge ihrer Behaarung sich auf der Wasseroberfläche längere Zeit halten oder auch bewegen können, daß aber daneben ein großer Teil auch zu einer wirklichen Lokomotion befähigt ist, ohne morphologisch besondere Anpassung zu zeigen.

Da man das Ergebnis beeinflussende Faktoren wie z. B. Wellenbewegung, Verschmutzung der Wasseroberfläche und ähnliches im Freien oft nicht ausschalten kann, habe ich die Versuche meist zu Hause ausgeführt. Die Spinnen wurden auf ein in einer Wanne schwimmendes Stück Papier (5×5 cm) gesetzt. Erfolgte das Beschreiten der Wasseroberfläche nicht freiwillig, so wurde es nach einiger Zeit durch Berührungsreize oder langsames Versenken des Papiers erzwungen.

Im ganzen wurden auf diese Weise 183 Spinnen aus 17 verschiedenen Familien untersucht.

a) Laufspinnen.

Hierher gehören mit *Dolomedes* und *Pirata* die bekanntesten Wasserläufer unter den einheimischen Spinnen. Die Fähigkeit, auf der Wasseroberfläche zu laufen, ist aber innerhalb der Gruppe der Laufspinnen weiter verbreitet und wurde mehrfach schon für *Lycosa* (Dahl, 1908; Nielsen, 1932; Kästner, 1937), von Dixon (1893) auch für *Tarentula pulverulenta* erwähnt. Hervorragende Wasserläufer sind nach meinen Beobachtungen auch unsere beiden *Xerolycosa*-Arten und *Pisaura listeri* Scop.

Über die Funktion der Beine bei *Pirata* und *Lycosa* macht Kästner Angaben, die ich vollauf bestätigen kann. Der eigentliche Antrieb erfolgt mit dem 2. und 3. Beinpaar, während das 4. auf dem Wasser stehen bleibt und das 1. oft gehoben und als Taster benutzt wird. Die Lokomotion einer auf dem Wasser laufenden *Pirata*, *Lycosa* oder *Xerolycosa* unterscheidet sich bis auf das zur Stabilisierung fast bewegungslos gehaltene letzte Beinpaar von dem Lauf auf dem festen Substrat nur durch die trotz größter Bewegungsfrequenz geringere Geschwindigkeit; die *Lycosa*-Arten liefen meist mit ca. 15 cm/sec Geschwindigkeit über das Wasser; eine *Pirata piraticus* legte in 2 sec 45 cm zurück, was ungefähr ihrer maximalen Geschwindigkeit beim Laufen auf dem festen Substrat gleichkam.

Der Körper ist, auch beim Anhalten, frei über dem Wasser erhoben. *Lycosa* ♀♀ mit Eikokon *(L. agrestis, L. riparia, L. saccata)* heben, sobald sie mit den vorderen Beinen das Wasser berührten, den Hinter-

leib merklich höher: sogar eine *L. tarsalis* ♀, der das rechte 4. Bein fehlte, konnte ihren am Hinterleib mitgetragenen Eikokon einige Zeit beim Laufen über das Wasser von diesem freihalten.

Von 17 Spinnen der Gattung *Lycosa* ergaben nur 2 negative Resultate; in beiden Fällen handelte es sich aber um Tiere, die erst nach mehrtägiger Gefangenschaft untersucht werden konnten. Von den 6 Arten, die mir zur Verfügung standen, konnten nicht nur die hydrophilen (*L. saccata* L. Koch, *L. riparia* C. L. Koch), bei denen man das Wasserlaufen oft genug am Biotop beobachten kann, sondern auch die z. T. fast xerophilen (*L. agrestis* Westr., *L. chelata* Müll., *L. tarsalis* Thor., *L. pullata* Cl.) auf dem Wasser laufen; es sind auch in morphologischer Hinsicht keine Unterschiede bei ihnen festzustellen. Die beiden wirklich xerophilen *Xerolycosa*-Arten (*X. nemoralis* Westr., *X. miniata* C. L. Koch) liefen mit einer Geschwindigkeit von über 10 cm/sec über das Wasser, während die Ergebnisse bei *Tarentula*, *Trochosa* und *Arctosa perita* Latr. sehr verschieden waren. Diese Spinnen schreckten meist vor dem Wasser zurück und benetzten sich beim wiederholten Betasten der Wasseroberfläche die vorderen Beinpaare. Sie waren dann zu einer Lokomotion auf dem Wasser nicht mehr fähig, weil die Beine sofort eintauchten. Dagegen erwiesen sich eine *Arctosa perita* ♀ und zwei *Trochosa ruricola* ♂♂, die ohne Zögern sehr schnell vom Papier auf die Wasseroberfläche hinaus liefen, als sehr geschickt. Auch eine relativ dicht behaarte *T. terricola* ♀ lief sehr schnell (11 cm/sec, Bewegungsfrequenz der Beine 4—5 pro sec). Der Gebrauch des 2. und 3. Beinpaares zeigte hier Ähnlichkeit mit *Dolomedes* (s. u.), indem ihr Arbeiten bei sehr flacher Haltung fast nur in einer seitlichen Bewegung im Rumpf- und Hüftgelenk bestand; der Körper berührte mit dem Ende des Abd. das Wasser. Untergetaucht nahm diese Spinne eine große Luftschicht um Körper und Beine mit und tauchte nach $12^1/_2$ Min. langem Aufenthalt am Grunde des Wassers völlig unbenetzt wieder auf, während bei anderen untersuchten Spinnen der Gattung *Trochosa* die Beine meist beim Berühren des Wassers schon benetzt wurden.

Bei *Dolomedes fimbriatus* L.[1]) liegt normalerweise der Körper selbst der Wasseroberfläche auf; es ist also mehr ein Schwimmen auf der Oberfläche. Nur bei hoher Geschwindigkeit kann der Körper frei erhoben sein, wie ich es z. B. bei einem semiadulten ♀ bemerkte,

1) Die Kenntnis eines reichhaltigen Fundplatzes dieser bei Berlin nur sehr zerstreut vorkommenden Spezies verdanke ich Herrn Prof. Pappenheim (Zool. Mus. Berlin).

das mit ca. 20 cm/sec über das Wasser lief. Die normale Geschwindigkeit beträgt 8—10 cm sec; beim Beutefang auf der Wasseroberfläche ist sie über kurze Strecken bedeutend größer.

Die Beine bleiben bei *Dolomedes* fast ganz gestreckt; ihre Haltung ist an allen Gliedern annähernd horizontal. Sie berühren mit der ganzen Unterseite des Mt und Ta das Wasser. Dieser Tatsache kommt die dorsale Umbiegung der letzten Beinglieder zugute, die hier außer im Mt-Gelenk auch im Ti-, schwach sogar im Pt-Gelenk festzustellen ist. Beim Ruhen auf der Wasseroberfläche kann *Dolomedes*, wie ich oft beobachtet habe, durch Streckung der proximalen Beingelenke in Verbindung mit einem Senken der Hüften seinen Körper von der Wasseroberfläche abheben, so daß dann die Last allein auf den Beinen und dem Ende der Taster ruht.

Den Hauptantrieb bilden bei *Dolomedes* wie bei anderen Laufspinnen das 2. und 3. Beinpaar. Ihre Bewegung erfolgt fast ausschließlich als Drehung im Rumpf- und Hüftgelenk, d. h. die Beine schlagen ohne Beugung oder Streckung nach hinten (nur das 1. Bein läßt bei Remotion eine schwache Beugung erkennen). Die Bewegung ist nicht diagonal: vielmehr arbeiten die zwei Beine der mittleren Paare jeweils gleichsinnig und fast gleichzeitig [1]). Auch unter sich bewegen sich beide Beinpaare nur mit geringer Zeitdifferenz, das 2. etwas später als das 3. Der lokomotorische Antrieb liegt in der aufeinanderfolgenden schnellen Remotion beider Beinpaare, woran sich jedesmal eine längere Promotionspause anschließt. Oft berühren die Beinenden auch während der Promotion, die gegenüber dem plötzlichen Zurückschlagen langsam vor sich geht, die Wasseroberfläche; bei ♀♀ wurde das 2. Beinpaar dabei meist über das Wasser erhoben, bei den viel schmächtiger gebauten ♂♂ auch das 3.

Auch große *Pisaura listeri* liefen oft ohne Zögern über das Wasser. Wie bei allen größeren Spinnen lag auch hier der Körper der Wasseroberfläche auf; auch die Beinhaltung war flach wie bei *Dolomedes*.

b) Tetragnathiden.

Wasserlaufen bei *Tetragnatha* wurde schon mehrfach beobachtet (Terby, 1867; McCook, 1890; Wiehle, 1927; Nielsen, 1932). Doch ist nur zweitgenannter Autor genauer auf seine Beobachtungen (an einigen amerikanischen Arten) eingegangen, ohne aber die Art der Lokomotion

1) Es sei hierbei erwähnt, daß bei manchen submers schwimmenden Insekten (*Nepa, Naucoris, Ranatra, Notonecta, Dytiscus*) die Beine des 2. Paares simultan nach hinten schlagen (Poujade, 1888).

selbst näher zu beschreiben. Nach meinen Feststellungen sind von einheimischen Arten außer *Tetragnatha extensa* L. (s. Terby, Wiehle) und *T. striata* C. L. Koch (s. Nielsen) auch *T. solandrii* Scop., *T. pinicola* L. Koch, *T. obtusa* C. L. Koch und *Pachygnatha clerckii* Sund. — das sind alle von mir daraufhin untersuchten Arten dieser Familie — imstande, auf der Wasseroberfläche zu laufen. Von diesen kommen die beiden zuletzt aufgeführten *Tetragnatha*-Arten keineswegs in der Nähe von Gewässern vor.

Ohne Ausnahme erfolgte das Beschreiten des Wassers freiwillig, bei *T. solandrii*, der in der Berliner Umgebung häufigsten Art, immer ohne das geringste Zögern. Die Art der Lokomotion auf der Wasseroberfläche ist äußerst charakteristisch und weicht von der der Laufspinnen durch andersartigen Gebrauch der Beine ab. Die von McCook erwähnte Ähnlichkeit mit dem Wasserlaufen von Wolfspinnen betrifft höchstens die dabei gezeigte Geschicklichkeit. Den Antrieb bilden hier allein die beiden vorderen Beinpaare, die dabei eine seitliche umgebogene Haltung einnehmen (Abb. 39). Es wird besonders der distale Beinteil (Pt bis Ta) im Fe-Gelenk nach hinten geschlagen. Mt und Ta liegen mit ihrer lateralen (i. Prom.) bis dorsalen (i. Rem.) Seite der Wasseroberfläche auf. Die hinteren Beinpaare werden mehr oder weniger bewegungslos nach hinten gestreckt; das 4. wirkt als Stabilisator, das kurze 3. berührt oft das Wasser gar nicht und macht nur schwache Gehbewegungen von kleiner Amplitude. Die Bewegung der lokomotorisch aktiven Beine erfolgt im Sinne des Diagonalrhythmus. Sie werden bei Promotion über das Wasser gehoben. Das promovierte 2. Bein greift über das umgebogene und der Wasseroberfläche aufliegende Ende des 1.; die Überschneidung der beiden Aktionswinkel ist besonders infolge der Haltung des 1. Beinpaares sehr stark.

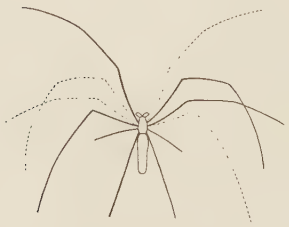

Abb. 39. *Tetragnatha solandrii* Scop. Haltung der Beine beim Wasserlaufen; die andere Bewegungsphase der vorderen Beine ist angedeutet. Natürl. Größe.

Der Körper wird frei über das Wasser erhoben. Nur bei erschöpften Tieren kommt das hintere Ende des Abd. das dann weit nach unten umgebogen wird, mit der Wasseroberfläche in Berührung.

Die Geschicklichkeit von auf dem Wasser laufenden *Tetragnatha* setzte bereits McCook (1890) in Erstaunen: „That an orbweaver

should be able to glide so rapidly and gracefully over water was a fact in itself sufficiently new to me; but that one should do this without any physical exertion whatever amazed me". Große *Tetragnatha solandrii* erreichen nach meinen Beobachtungen ca. 15—20 cm pro sec; eine halbwüchsige Spinne dieser Art legte sogar fast 1 m in 4 sec zurück und lief damit bedeutend schneller als auf dem festen Substrat. Die Bewegungsfrequenz ist beim Wasserlaufen eine viel höhere, wie man gut beobachten kann, wenn eine solche Spinne zum Wasserlaufen ansetzt. Eine *Pachygnatha clerckii*, die beim Laufen auf Papier jedes Bein mit einer Frequenz von ca. 3 pro sec bewegte, removierte ihre vorderen Beinpaare auf dem Wasser über doppelt so schnell.

c) Argiopiden.

Viele Spinnen dieser Gruppe gingen bei Versuchen freiwillig auf die Wasseroberfläche hinaus und konnten sich dort auch recht geschickt bewegen [1]). Im Freien fiel mir diese Fähigkeit oft bei *Aranea foliata* Fourcr. auf, wenn Spinnen dieser Spezies beim Klettern an Schilf u. a. ins Wasser fielen, wobei sie sich nicht nur, wie Nielsen (1932) beschreibt, an ihren eigenen Fäden hocharbeiten, sondern auf der Wasseroberfläche aktiv zu einem neuen Stützpunkt schwimmen können.

Von 31 Spinnen dieser Familie, die ich untersuchte, begaben sich 18 nach mehr oder weniger langem Zögern freiwillig auf die Wasseroberfläche und schwammen dort in der weiter unten beschriebenen Weise:

Aranea adianta Walck.: 1 ♂, 1 ♀
„ *dumetorum* Fourcr.: 1 ♂, 3 ♀♀
„ *foliata* Fourcr.: 1 ♀
„ *raji* Scop.: 1 ♀
„ *sexpunctata* L.: 3 ♀♀
Argiope brünnichii Scop.: 1 ♀, 2 juv.
Meta merianae Scop.: 1 ♂, 2 ♀♀, 1 juv.

Die übrigen Spinnen, die negative Resultate ergaben, gehörten zu folgenden Arten: *Aranea angulata*, *A. diadema*, *A. diodia*, *A. reaumuri*, *A. sturmi*, *Mangora acalypha*, *Cyclosa conica* und *Meta reticulata*. Diese Spinnen waren durch lebhaftes Betasten des Wassers — freiwillig wurde dieses nicht beschritten — soweit benetzt, daß sie sofort weit eintauchten und daher eine zum Schwimmen ungünstige Körperlage

1) In einigen Fällen, wo ein Sicherungsfaden am Papier verankert war und das Vorwärtskommen behinderte, wurde dieser zerschnitten.

einnahmen. Sehr große *Aranea* ♀♀ *(A. angulata, A. reaumuri)* konnten sich an der Oberfläche gar nicht halten und gingen nach kurzer Zeit unter.

Bei allen oben genannten Spinnen ging das Schwimmen in folgender Weise vor sich. Der Körper buchtet die Oberflächenhaut des Wassers tief ein. Die auf dem Wasser liegenden, nur am Ende oft eintauchenden Beine werden lateral und infolge der tiefen Körperlage schwach dorsal gehalten. Das letzte Beinpaar, das auch hier kaum bewegt wird, ist nach hinten gestreckt. Die wichtigste lokomotorische Funktion trägt das 2. Beinpaar, das in flacher Haltung fast nur durch Bewegung in den beiden proximalen Beingelenken removiert wird und mit seinem dem Wasser aufliegenden Ende (Ta, Mt, oft auch Ti) den Antrieb erzeugt. Das in ähnlicher Weise bewegte 3. Beinpaar spielt infolge seiner geringen Länge eine kleinere Rolle. Das 1. Beinpaar wird in ähnlicher Weise wie beim Laufen auf dem Substrat bewegt; es taucht meist ziemlich weit ein und hat für die Lokomotion keine Bedeutung. Der Bewegungsrhythmus ist diagonal, d. h. das 2. Bein einer Seite wird gleichzeitig mit dem 3. der anderen removiert. Doch schließt sich wie bei *Dolomedes* an die Remotion, die in zwei bald aufeinanderfolgenden Zeitpunkten für die beiden diagonal stehenden Beingruppen eintritt, immer eine längere Promotionspause, so daß die Diagonalbewegung als solche wenig deutlich ist und die Beine eines Paares fast synchron nach hinten zu schlagen scheinen.

Die Bewegungsfrequenz betrug meist ungefähr 2 pro sec; das ist gegenüber der schnelleren Beinbewegung, die Argiopiden beim Laufen, aber besonders beim Klettern am Faden, zeigen, sehr wenig. Auch die Geschwindigkeit ist demnach nicht groß: eine *Argiope* ♀ schwamm 14 cm in 3 sec, die meisten anderen Spinnen aber langsamer. Trotz der geringen Leistungen, die auch mit der Zeit infolge weiterer Benetzung der Beine sanken, war die Tatsache bemerkenswert, daß diese Spinnen freiwillig auf das Wasser gingen, obgleich gerade der Abschluß durch Wasser von Kirby (1823), Menge (1843) Terby (1867) u. a. dazu benutzt wurde, Radnetzspinnen zum Fadenschießen zu veranlassen, um über die sie umgebende Wasserfläche zu gelangen. Doch abgesehen davon, daß die „Wasserscheu" bei den Arten verschieden sein mag, ist ferner zu bedenken, daß das Fadenschießen nur Anwendung findet, wenn eine Luftbewegung vorhanden ist (s. Terby), was bei meinen Versuchen ausgeschaltet war. Daneben spielt auch die Art, wie die Spinne auf das Wasser gelangt, eine Rolle. Ein an einem Stab herabkletterndes oder sich am Faden

ablassendes Tier wird weniger Neigung zum Schwimmen zeigen, weil ein Eintauchen der Beine bis zur Einnahme der Schwimmstellung unvermeidlich ist, als ein solches, das von einer dem Wasserspiegel dicht aufliegenden Fläche zum Schwimmen übergehen kann.

Als völlig unfähig zu einer Lokomotion auf dem Wasser, erwiesen sich alle Thomisiden (*Xysticus*, *Pistius*, *Misumena*, *Philodromus*), die auch gereizt nicht das feste Substrat verließen. Wurde das Papier versenkt, dann trieben diese Spinnen wohl auf dem Wasser, irgendeine aktive Lokomotion wurde aber niemals beobachtet. Gleichfalls in völlig negativem Sinne verliefen die Versuche an allen Dictyniden[1]) (2 Arten), Theridiiden (7 Arten), Linyphiiden (2 Arten), ferner bei *Hyptiotes*, *Atypus*, *Eresus* und *Harpactes*. Auch die meisten Salticiden mieden ängstlich das Wasser; einige sprangen vom Papier auf die Wasseroberfläche hinaus, doch habe ich nur bei *Sitticus floricola* ♀♀ eine schnellere Lokomotion (ca. 3 cm sec) festgestellt, wobei der Ceph das Wasser berührte, das Abd. aber frei erhoben war. Unterschiedlich waren die Ergebnisse bei Clubioniden und Ageleniden; unter letzteren liefen Spinnen der Gattung *Tegenaria* meist sehr geschickt und schnell über das Wasser; die Art der Lokomotion war Lycosiden-ähnlich, doch lag meist der Körper der Wasseroberfläche auf. Die untersuchten *Zelotes* liefen anfangs recht geschickt und schnell über das Wasser; die Schnelligkeit wurde aber durch Eintauchen der Beine immer bald gehemmt. Ein *Zelotes petrensis* ♂ geriet dabei in Rückenlage, in der es immer noch recht gut vorwärts kam (1,5 cm/sec). Dicht behaarte *Scotophaeus scutulatus* ♀♀ schwammen sehr lange umher, da eine Benetzung ihrer Beine nicht eintrat. Ein *Drassodes cognatus* ♀ lief mit frei erhobenem Körper in großer Schnelligkeit (ca. 15 cm/sec) über die Wasseroberfläche.

Eresus niger ♀♀ sind infolge ihrer dichten sammtartigen Behaarung bis auf die Umgebung der Trochanteren völlig unbenetzbar. Untergetaucht haben sie durch die mitgenommene Luftmenge einen starken Auftrieb; an der Oberfläche können sie sich aber nicht merklich vorwärtsbewegen. Hier zeigt sich, daß eine das Benetzen verhindernde Behaarung noch nicht für eine Lokomotion auf dem Wasser genügt, sondern daß zum Vorwärtskommen — wenigstens bei Spinnen mit relativ großem Körpergewicht — eine zum Wasserspiegel flache Beinhaltung erforderlich ist.

1) Alle Dictyniden wendeten gern das Fadenschießen an, um über das Wasser zu gelangen. Offenbar genügte hier schon die leiseste Luftbewegung, um die feinen Fäden fortzutragen.

Was die Versuche über die Lokomotion auf der Wasseroberfläche ergaben, ist kurz gefaßt folgendes:

1. Die Fähigkeit zu einer Lokomotion auf dem Wasser ist auch bei vielen Arten festzustellen, für die sie biologisch keinen Wert besitzt, da sie garnicht in Gewässernähe vorkommen (z. B. *Xerolycosa*, *Tetragnatha obtusa*, *Aranea adianta* usw.).

2. Die Art der Lokomotion kann verschieden sein. Charakteristisch ist sie bei Citigraden, Tetragnathiden und Argiopiden. Die Frage, ob der Körper der Wasseroberfläche aufliegt oder nicht, ist besonders von Größe und Gewicht abhängig. Die auftretende Fläche kann bei kleinen Spinnen nur klein sein (Tarsalspitzen); bei größeren würde dann die Oberflächenspannung des Wassers den Körper nicht tragen können, die Beinhaltung muß daher flacher sein, so daß eine große Fläche (Unterseite der Beinendglieder) dem Wasser aufliegt, wobei auch die Taster beteiligt sein können. Die Beine werden außerdem oft entlastet, indem der Körper selbst auf der Oberfläche schwimmt. Eine scharfe Grenze zwischen Wasserlaufen und Schwimmen auf der Oberfläche ist daher nicht gegeben. In Ermüdung berühren auch *Lycosa* und *Tetragnatha* mit dem Abd den Wasserspiegel.

Die Schnelligkeit der Beinbewegung ist sehr konstant und kann sich nicht in dem Maße steigern wie beim Laufen auf dem festen Substrat. Die guten Wasserläufer, z. B. *Lycosa* und *Tetragnatha*, treiben entweder bewegungslos auf der Oberfläche oder sie bewegen sich schnell darauf entlang; ein langsames Wasserlaufen unter geringer Bewegungsfrequenz kommt bei ihnen nicht vor.

3. Die Anpassung bei den Arten, wo die Lokomotion auf dem Wasser eine biologische Rolle spielt, besteht nicht in einer Modifizierung der Beine selbst. Bei *Dolomedes* ist die dorsale Flexibilität der distalen Beingelenke allerdings in diesem Sinne zu deuten.

Behaarung:[1]) Wie das Beispiel besonders der Tetragnathiden zeigt, ist eine geschickte Lokomotion auf dem Wasser auch bei spärlicher Beinbehaarung möglich. Das Einsinken wird hauptsächlich durch die zur Wasseroberfläche flache Haltung der Beinenden vermieden. Für ein einmal benetztes Bein fällt die Oberflächenspannung des

1) Es ist keine Frage, daß die Behaarung einen wichtigen Faktor für das Wasserleben darstellt. Die enge Beziehung, die Dahl (1913) zwischen Dichte der Körperbehaarung und Feuchtigkeit des Aufenhaltsortes sieht, besteht jedoch nicht, wie bereits Berland (1932) hervorhebt: „Il est bien certain que des Araignées plus ou moins aquatiques en (poils hygrofuges) sont dépourvues, et d'autre part que ces poils se retrouvent chez les Araignées nullement aquatiques."

Wassers als tragender Faktor fort, d. h. es taucht sofort ein und ist damit für die Lokomotion wertlos. Aus diesem Grunde hat eine dichte, die Benetzung verhindernde Behaarung bei *Dolomedes* und *Pirata*, die bekanntlich oft auch unter die Oberfläche des Wassers tauchen, eine große Bedeutung, da sie diese Arten befähigt, sofort nach dem Auftauchen wieder auf der Oberfläche zu laufen. Eine gewaltsam untergetauchte *Lycosa* oder *Tetragnatha* ist danach nicht mehr zum Wasserlaufen — wenigstens in der Schnelligkeit wie sonst — fähig, weil die dann benetzten Beine sofort eintauchen.

Auf die Bedeutung von langen, am Ende gebogenen Haaren weist Dahl (1908) bei *Pirata* in diesem Zusammenhang hin. Sie sind in ähnlicher Ausbildung auch bei *Arctosa cinerea* F. und *A. perita* Latr. vorhanden: bei *Dolomedes* stehen sie dichter und schräger. An den Tarsen fehlen sie oft oder sind bedeutend kürzer als an Ti und Mt, wo sie am deutlichsten in Erscheinung treten. Daß sie als Anpassung an das Wasserleben anzusehen sind, ist kaum zweifelhaft; doch ist ihre Bedeutung bei *Arctosa* nicht so eindeutig, da die beiden Arten mehr als sandbewohnend bekannt sind. Ich glaube daß diese Haare in gleicher Weise wirksam sind wie die langen Abdominalhaare bei *Argyroneta* (s. Braun 1931): Sie halten die Grenzfläche des Wassers von der lufthaltenden kurzen Behaarung ab. Durch ihre umgebogenen Spitzen erscheinen sie dazu besonders gut geeignet.

Für die Lokomotion selbst hat die Behaarung keine Bedeutung. Eine besonders kräftige Beborstung der Unterseite der Tarsen, die z. B. bei *Dolomedes* die Remotion der Beine in viel größerem Maße für die Fortbewegung ausnutzen würde, ist nicht vorhanden. Die hohe Geschwindigkeit, die viele Spinnen beim Wasserlaufen zeigen, beruht hauptsächlich auf einer bedeutenden Steigerung der Bewegungsfrequenz der Beine.

II. Schwimmen unter Wasser.

(Argyroneta.)

Diese Art der Lokomotion findet unter natürlichen Verhältnissen allein bei *Argyroneta aquatica* L. Anwendung. Die von einigen älteren Autoren bestrittene Fähigkeit der Wasserspinne, frei im Wasser zu schwimmen, ist, wie auch in der Literatur schon oft hervorgehoben wurde und wie jede Beobachtung lehrt, fraglos vorhanden. Allerdings bewegt sich *Argyroneta* häufiger an Pflanzen und Fäden kletternd als frei schwimmend vorwärts (Wiehle, 1909; Schollmeyer, 1914).

Außer der schon oft behandelten Biologie hat auch die Lokomotion der Wasserspinne schon bei Poujade (1888) und Schollmeyer (1914) Erwähnung gefunden. Ich kann mich daher auf einige speziellere Angaben über die Funktion der Beine und die Mechanik des Schwimmens beschränken.

Ich untersuchte frischgefangene Wasserspinnen in einem rechteckigen Aquarium. Die Bewegung der Beine wurde in einer Reihe von Skizzen festgelegt, aus denen die Abb. 40 kombiniert wurde.

Beim Schwimmen unter Wasser nimmt *Argyroneta* eine schräge Rückenlage ein, die durch die Anordnung der Lufthülle (um das Abd und auf der Ventralseite des Ceph) bedingt ist (Schollmeyer [1])). Obgleich die Beine keine Luft halten, erteilt die mitgenommene Luftmenge dem Körper noch einen leichten Auftrieb. Beim Schwimmen in horizontaler Richtung wirken daher zwei Komponenten dem Körper entgegen: 1. der Wasserwiderstand (horizontal), 2. der Auftrieb (vertikal). Daraus resultiert die Richtung der Beinbewegung, d. h. beim Schwimmen in horizontaler Richtung müssen die Beine einen Druck nach hinten und oben ausüben (s. Abb. 40).

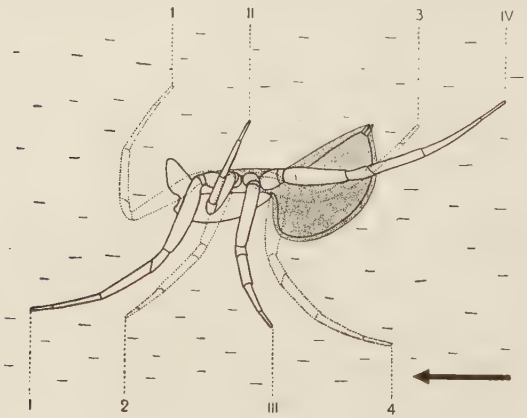

Abb. 40. *Argyroneta aquatica* L. Bewegung der Beine beim Schwimmen in horizontaler Richtung. Die Lufthülle umgibt das Abdomen und die Ventralseite des Vorderkörpers. 2,5 ×.

Damit gewinnt die Rückenlage an Bedeutung. Aus dem Bau und den Beugungsmöglichkeiten der Beingelenke ergibt es sich, daß eine Spinne, die durch die Mitnahme der zur Respiration nötigen Luftmenge einen Auftrieb hat, unter Wasser überhaupt nur in Rückenlage schwimmen kann. Es ist klar, daß in der Bauchlage die Beine nicht einen Druck nach oben ausüben und dem Auftrieb entgegenwirken können. Schollmeyer hält nach Feststellungen von Bethe die Rücken-

1) Durch Eintauchen in Alkohol ihrer Lufthülle beraubte Wasserspinnen zeigen nach Schollmeyer unter Wasser die Bauchlage.

lage bei *Argyroneta* wegen ihrer passiven Orientierung für den Grund des schlechten Schwimmvermögens. Wichtiger erscheint mir jedoch die geringe Ausbildung der Beine zu wirksamen Schwimmextremitäten. Die Rückenlage, bedingt durch die größere Menge von Luft an der Ventralseite des Körpers, ist eine nur relativ labile Gleichgewichtslage, wie die häufige Einnahme anderer Stellungen z. B. beim Laufen auf dem Grund des Wassers oder beim Klettern beweist.

Nach meinen Beobachtungen schwimmen adulte Tiere mit 2,5—3,5 cm sec Geschwindigkeit, abwärts ebenso schnell wie in horizontaler Richtung. Die Beinbewegung folgt dem Diagonalrhythmus (Poujade) und zeigt eine Frequenz von 3—4 pro sec. Eine halbwüchsige Spinne bewegte jedes Bein beim Schwimmen durchschnittlich ca. 6 mal pro sec hin und her.

Den besonderen Bedingungen unter Wasser entspricht ein anderes Arbeiten der Beine als beim Lauf. Die seitliche Bewegung (Drehung) der proximalen Beingelenke spielt ganz im Gegensatz zum Wasserlaufen (s. o.) hier keine Rolle; auch die mittleren Beinpaare arbeiten fast ausschließlich durch Beugen und Strecken, wobei auch das Heben und Senken der Hüfte im Rumpfgelenk deutlich in Erscheinung tritt. Die beiden vorderen Beinpaare wirken durch Einkrümmung aus einer nach vorn-dorsal gestreckten, die beiden hinteren durch Streckung aus einer dorsal gekrümmten Haltung (s. Abb. 40). Das Zurückschlagen der Beine erfolgt mit größerer Schnelligkeit als die Promotion.

Worin besteht die Anpassung bei *Argyroneta*? Fraglos ist die in diesem Zusammenhang von allen Autoren genannte Behaarung des Hinterleibes [1]) (s. Braun 1931) eine Grundbedingung für das submerse Leben. Die Erhaltung der Lufthülle ist außer aus respiratorischen auch aus lokomotorischen Gründen wichtig. Ohne Lufthülle kann *Argyroneta* nicht schwimmen, wie Schollmeyers Versuch beweist. Hinsichtlich der Beine lehnt Berland (1932) zu Unrecht eine Anpassung völlig ab: „L' Argyronète . . . . . nage sans aucun appareil natatoire, mais avec des pattes entièrement normales, et elle n'est rien modifiée." Außer der starken Beborstung der Hinterbeine, die beim Schwimmen die Wirkung der Beinbewegung vergrößert (Gerhardt,

1) Um die Gleichgewichtslage im Wasser zu studieren, habe ich bei einem lebenden ♂ mit einem feinen feuchten Pinsel (nach Braun) die Lufthülle durch Benetzung der Haare partiell zum Verschwinden gebracht. Das gelang bei der subthorakalen Behaarung relativ leicht. Die Haare der Abdomenunterseite erwiesen sich jedoch als viel widerstandsfähiger. Sie konnten erst nach langen Bemühungen soweit benetzt werden, daß dort nur eine dünne, aber auch jetzt noch gleichmäßige Luftschicht haften blieb.

1923; Nielsen, 1932), halte ich die Art der Beinbehaarung überhaupt für bemerkenswert. *Dolomedes* und *Pirata*, die an Pflanzen kletternd unter Wasser tauchen, können dort nicht schwimmen, weil ihnen die auch um die Beine und den ganzen Körper mitgenommene Luft einen zu großen Auftrieb verleiht. Derselbe Grund muß auch z. B. ein Laufen auf dem Substrat unter Wasser erschweren. Bei *Argyroneta* ist außer dem Abd und der Umgebung des Brustschildes der ganze übrige Körper leicht benetzbar, auch die Beine, obgleich sie eine dichte Behaarung besitzen. Ich habe niemals beobachtet, daß an den Beinen irgendwelche Luft haften blieb, wie es bei gewaltsam untergetauchten Ageleniden (z. B. *Tegenaria*) u. a. fast immer festzustellen ist [1]).

Der Grund für die leichte Benetzbarkeit der Beine liegt einmal in der Art der Behaarung. Außer an den distalen Gliedern tragen die Beine nur lange, abstehende Haare, die nicht am Ende umgebogen sind. Dagegen fehlt die kurze Behaarung, die nach Braun am Abd als der eigentliche lufthaltende Faktor anzusehen ist. Daneben ist an allen Beinen ein völlig haarloser Streifen zu bemerken, der an den Gliedern der beiden hinteren Beinpaare lateral bis dorsal mehr an der Hinterseite, an den vorderen, wo er weniger deutlich ist, lateral bis dorsal an der Vorderseite verläuft. Hierdurch erhält die Lufthülle eine Unterbrechung; die Haare werden auch von der Seite befeuchtet und daher sofort benetzt. Ein Mitnehmen von Luft an den Beinen, die, wie das Beispiel der subthorakalen Behaarung zeigt, wo trotz des deutlichen Zurücktretens der kurzen Haare gegenüber den langen eine große Luftschicht haften bleibt, beim Untertauchen der Beine eintreten könnte, wird dadurch völlig ausgeschaltet. Die distalen Beinglieder, die wie bei anderen Spinnen eine starrere und kürzere Behaarung besitzen und daher schon leichter benetzbar sind, benötigen diese Anpassung nicht. An Ta und Mt (3. und 4. Mt nur apikal) ist die Behaarung daher allseitig ununterbrochen gleich.

Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Arbeit betrifft verschiedene Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen.

2. Es wird zunächst das Laufen auf der horizontalen Ebene untersucht. Im Laufrhythmus zeigt sich eine mit der Laufgeschwindigkeit steigende Konstanz des Diagonalschemas.

1) Vgl. Bristowe (Ann. Mag. Nat. Hist. **9**, ser. 12, 1923). der das Verhalten einiger nicht aquatiler Spinnen unter Wasser untersuchte.

Das Arbeiten der Beine beim Lauf besteht in horizontal (Drehung) und vertikal (Beugung und Streckung) gerichteter Bewegung der Beinglieder in den Gelenken. Das Hüftgelenk ist nicht monokondylisch, sondern eine Art Sattelgelenk. Drehung der Beinebene gegen das Substrat („Drehung um die Längsachse") findet nur im Rumpfgelenk statt und ist beim Lauf außer am 3. Beinpaar auch an anderen, besonders dem 2., meist deutlich festzustellen. Die Funktion der Beine und Gelenke beim Lauf wird im einzelnen mit den Besonderheiten verschiedener Gruppen beschrieben.

Beim Auftreten dreiklauiger Spinnen spielen an den beiden vorderen Beinpaaren nur die Außenklauen eine Rolle. Die lokomotorische Bedeutung des Mt-Gelenks an den hinteren Beinpaaren in Zusammenhang mit der apikalen Bestachelung des 3. und 4. Mt bei den meisten der gut laufenden Gruppen wird näher dargestellt.

Durch Anwendung berußten Papiers als Laufsubstrat ließ sich die Zusammenarbeit der Beine auch bei schnellem Lauf kontrollieren. Abweichungen von dem normalen Schema in der Anordnung der Auftrittspunkte sind vorwiegend in dem Längenverhältnis der Beine begründet (viele Thomisiden und Netzspinnen). Eine spezifische Abänderung des Laufrhythmus wird bei *Segestria senoculata* L. festgestellt und tritt nach Beinverlust auch bei anderen Spinnen ein.

Die Steigerung der Schrittlänge mit der Laufgeschwindigkeit wird für eine Reihe von Arten verschiedener Familien zahlenmäßig belegt. Die Vergrößerung der aktiven Schrittlänge bei schnellem Lauf durch „Sprünge" zeigt sich besonders bei Spinnen mit leichtem Abdomen; die größten Schrittlängen wurden bei ♂♂ gemessen. Die höchste festgestellte Schrittzahl betrug ca. 50 pro sec bei einer *Textrix denticulata*. Eine Prüfung der für die Laufgeschwindigkeit wichtigen Faktoren zeigt, daß maßgebender als eine große Beinlänge ein ausgeglichenes Längenverhältnis der vier Beinpaare ist.

Abweichungen von der Regel, daß der Körper beim Lauf frei über das Substrat erhoben wird, können biologisch erklärt werden.

Krabbenspinnen laufen bei schneller und weiter Lokomotion vorwärts, nicht seitwärts. Der Rückwärtslauf läßt sich besonders bei röhrenbewohnenden Spinnen beobachten, für die er biologisch eine große Bedeutung hat.

3. Der Absprung erfolgt bei Salticiden mit dem 3., 4. oder 3. und 4. Beinpaar, wie sich aus der Beinhaltung in der Sprungstellung und den Spuren auf berußtem Papier erkennen läßt. Die Anwendung der drei Sprungtypen steht in Zusammenhang mit dem Längenverhältnis

des 3. und 4. Beinpaares. Mit der Haltung dieser Beinpaare in der Sprungstellung stimmt die Form der Hafthaarbüschel an den Tarsen überein. Das Fehlen einer deutlichen Ausbildung von Sprungextremitäten erscheint im Hinblick auf die nicht bedeutenden Sprungleistungen berechtigt.

Das Springen anderer Spinnen (*Oxyopes*, *Micrommata*, *Pisaura*, *Clubiona*) zeigt Ähnlichkeit mit dem der Salticiden.

4. Für *Atypus affinis* Eichw. erweist sich die dorsal gerichtete Haltung des 3. und 2. Beinpaares bei der Lokomotion in der senkrechten Röhre als eine Anpassung von größtem Wert. Klauen und Stacheln fungieren an den Beinpaaren in verschiedener Weise als lokomotorisch angreifende Teile; an den mittleren Beinpaaren steigt die Funktion der Klauen mit der Röhrenweite. Die Verkürzung der Beinlänge betrifft überwiegend die drei distalen Beinglieder, wie Vergleichsmessungen an den vagabundierenden reifen ♂♂ sowie an anderen Mygalomorphen beweisen.

Eresus niger Pet. zeigt in der Beinhaltung andere, in der Verkürzung der Beinglieder ähnliche Verhältnisse wie *Atypus*.

5. Es wurden Untersuchungen über drei Formen der Lokomotion am Faden angestellt. Beim Ablassen am Faden kann das 4. Beinpaar durch Streckbewegungen die Sinkgeschwindigkeit erhöhen. Die Geschwindigkeit beim Hochklettern am freien Faden übertrifft bei Argiopiden die maximale Laufgeschwindigkeit. Die Bewegungsfolge der Beine einer am waagerechten Faden kletternden *Aranea* ist ein in bestimmter Weise veränderter Diagonalrhythmus. Als Anpassung an die Lokomotion an Fäden ist im Gegensatz zum Lauf ein ungleiches Längenverhältnis der Beine (1. und 2. lang, 3. kurz) anzusehen.

6. Die Fähigkeit zu einer Lokomotion auf der Wasseroberfläche steht bei vielen Spinnen nicht in Beziehung zur Biologie. Als Antrieb dienen das 2. und 3. (Laufspinnen u. a.), 1. und 2. (Tetragnathiden) oder vorwiegend das 2. Beinpaar (Argiopiden). Die Bewegungsfrequenz der Beine zeigt große Konstanz.

7. Die Rückenlage beim Schwimmen unter Wasser stellt für *Argyroneta* eine Grundbedingung ihres Schwimmvermögens dar. Von großer Bedeutung ist auch die in der Art und Verteilung der Behaarung begründete leichte Benetzbarkeit der Beine.

Literaturverzeichnis.

Berland, L. (1927), Contributions à l'étude de la biologie des Arachnides. Arch. zool. expér. Paris **66**.

— (1932), Les Arachnides. Encycl. ent. Paris **16**.

Bethe, A. (1894), Über die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Zbl. **14**.

— (1930), Studien über die Plastizität des Nervensystems I. Pflügers Arch. **224**.

Blackwall, J. (1835), On the manner in which the geometric spiders construct their nets. Zool. J. London **5**.

Blumenthal, H. (1935), Untersuchungen über das „Tarsalorgan" der Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. **29**.

Bois-Reymond, R. du (1914), Physiologie der Bewegung. Winterstein, Handb. vergl. Physiol. **3**. Jena.

Bonnet, P. (1930). La mue, l'autotomie et la régénération chez les araignées. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse **59**.

Braun, F. (1931), Beiträge zur Biologie und Atmungsphysiologie der Argyroneta aquatica. Zool. Jb., Syst., **62**.

Carlet, G. (1879), Sur la locomotion des insectes et des arachnides. C. r. Acad. Sci. Paris **89**.

Comstock, J. H. (1912), The spider book. New York.

Dahl, F. (1884), Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Arch. Naturgesch. **50**.

— (1906), Die gestreckte Körperform bei Spinnen und das System der Araneen. Zool. Anz. **31**.

— (1907), Ein Versuch, den Bau der Spinne physiologisch-ethologisch zu erklären. Zool. Jb., Syst. **25**.

— (1908), Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalt der Natur. N. Acta Ac. Leop. **88**.

— (1913), Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. Jena.

— (1927), Die Tierwelt Deutschlands. 5. Arachnoidea, 2. Lycosidae. Jena.

Demoor, J. (1890), Recherches expérimentales sur la locomotion des Arthropodes. C. r. Acad. Sci. Paris **111**.

— (1890), Recherches sur la marche des Insectes et des Arachnides. Arch. Biol. Paris **10**.

Dewitz, H. (1884), Über die Fortbewegung der Tiere auf senkrechten glatten Flächen. Pflügers Arch. **33**.

Dixon, H. H. (1893), On the walking of Arthropoda. Nature London **47**.

Emerton, J. H. (1868), The habits of spiders. Amer. Naturalist. **2**.

— (1883), Structure and habits of spiders. Boston.

— (1888,92), New England spiders of the family Attidae (Thomisidae). Trans. Connect. Acad. New-Haven **8**.

Fabre, J. H. (1905), Souvenirs entomologiques, 9. sér. Paris.

Gaubert, P. (1890/1), Sur la locomotion des Arthropodes. Bull. Soc. Philomat. Paris **3**.

— (1892), Recherches sur les organes des sens etc. des Arachnides. Ann. Sci. Nat. Paris **13**, sér. 7.

Gerhardt, U., 1923, Araneina. Biologie der Tiere Deutschlands Lief. 4, Teil 20.

— (1928), Biologische Studien an griechischen, korsischen und deutschen Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. **10**.

Giltay, L. (1925), Remarques sur l'éthologie des Lycosidae. Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. **65**.

Günther, K. u. K. Deckert (1933), Vergleichende Untersuchungen über Gelenkung und Muskulatur der Beine bei Orthopteren. Mitt. zool. Mus. Berl. **19**.

Heil, K. H. (1936), Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Z. vergl. Physiol. **23**.

Hesse, R. u. F. Doflein, 1935, Tierbau und Tierleben I. Jena.

v. Holst, E. (1934), Über das Laufen der Hundertfüßer (Chilopoden). Zool. Jb. Phys. **54**.

— (1935), Die Koordination der Bewegung bei Arthropoden. Biol. Rev. Cambridge **10**.

Homann, H. (1928), Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. Z. vergl. Physiol. **7**.

Kästner, A. (1923), Beiträge zur Kenntnis der Lokomotion der Arachniden, II. Obisium muscorum. Zool. Anz. **57**.

— (1924), Beiträge zur Kenntnis der Lokomotion der Arachniden, I. Araneae. Arch. Naturgesch. **90**, A 5.

— (1925), Vergleichend-morphologische Untersuchungen der Gnathocoxen der Araneen. Z. Morph. u. Ökol. **4**.

— (1931), Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Anz. **95**.

Kästner, A. u. U. Gerhardt, 1937, Spinnen. Handb. Zoologie (Kükenthal) **3**, 2. Hälfte, 11 (2).

v. Kennel, J. (1895), Wie ziehen die Spinnen ihre Fäden zwischen entfernten Gegenständen? Sitzgsber. naturforsch. Ges. Dorpat **11**.

v. Kolosvary, G. (1925), Morphologische und biologische Studien über die Spinne Trochosa singoriensis. Arch. Naturgesch. **91**, A 5.

Lindemann, K. (1864), Zoologische Skizzen. Bull. Soc. Nat. Moscou **37**.

Mc Cook, H. C. (1890/3), American spiders and their spinningwork. Philadelphia.

Menge, A. (1843), Über die Lebensweise der Arachniden. Danzig.

Nielsen, E. (1932), Biology of spiders. Kopenhagen.

Peckham, G. W. and E. G. (1894), The sense of sight in spiders with some observations on the color sense. Trans. Wisc. Acad.

Peters, H. (1933), Kleine Beiträge zur Biologie der Kreuzspinne. Z. Morph. u. Ökol. **26**.

— (1937), Studien am Netz der Kreuzspinne (Aranea diadema L.). Ibid. **33**.

Plateau, F. (1867), Observations sur l'Argyronète aquatique. Ann. Sci. Nat. Paris **7**, sér. 5.

Poujade, G. A. (1888), Nouvelles observations sur les moeurs de l'Argyronète. Ann. Soc. Ent. France **8**.

Savory, T. H. (1924), Experiments on the tropisms of spiders. J. Quekett Micr Cl. **1**, ser. 3.

— (1926), The ancestral third claw of a spider. Nature London **118**.

—, 1935, The spiders and allied orders of the British Isles. London.

Schaxel, J. (1920), Die Tastsinnesorgane der Spinnen. Jena. Z. Naturwiss. **56**.

Schimkewitsch, W. (1884), Étude sur l'anatomie de l'Épeire. Ann. Sci. Nat. **17**, sér. 6.

Schollmeyer, A. (1914), Argyroneta aquatica.. Ann. Biol. lacustre **6**.

Sherriffs, W. R. (1932), The external anatomy of the spider. Hongkong Natural. **3**.

Simon, E. (1874 ff.), Arachnides de France. Paris.

— (1892—1903), Histoire naturelle des Araignées. Paris.

Strasser, H. (1880), Über die Grundbedingungen der aktiven Lokomotion. Abh. Naturf. Ges. Halle **15**.

Terby, F. (1867), Sur le procédé qu'emploient les araignées pour relier des points éloignés par un fil. Bull. Acad. Sci. Belg. **23**, sér. 2.

v. Uexküll, J., 1921, Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.

Wagner, W. (1894), L'industrie des Araneina. Mém. Acad. Sci. St. Pétersb. **42**, sér. 7.

Westberg, P. (1900), Aus dem Leben der Spinnen, I. Corr. Bl. Nat. Ver. Riga **43**.

Weyrauch, W. (1935), Der Internodial-Lauf als Ausdrucksbewegung. Biol. gen. **11**.

— (1937), Weiteres über den Internodial-Lauf als Ausdrucksbewegung. Zool. Jb., Syst., **69**.

Wiehle, H. (1927), Beiträge zur Kenntnis des Radnetzbaues der Epeiriden, Tetragnathiden und Uloboriden. Z. Morph. u. Ökol. **8**.

Lebenslauf.

Am 26. Oktober 1912 wurde ich, Max Ernst Eberhard Ehlers, als 7. Kind des Pfarrers Wilhelm E. und seiner Ehefrau Martha, geb. Rosengarten, in Neuhardenberg (Kr. Lebus) geboren. Im Dezember 1916 verzogen wir nach Hermsdorf bei Berlin (jetzt Berlin-Hermsdorf), wo mein Vater die freigewordene Pfarrstelle erhielt. Ich besuchte dort von Ostern 1919 ab die Gemeindeschule und kam, nachdem ich die Grundausbildung in der lateinischen Sprache durch meinen Vater erhalten hatte, im Oktober 1924 auf das Joachimsthalsche Gymnasium in Templin (Uckermark), wo ich eine besonders durch das Alumnatsleben schöne Schulzeit verbrachte. Nach bestandener Reifeprüfung im März 1931 wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften mit dem Hauptfach Zoologie zu. Ich studierte ohne Unterbrechung an der Berliner Universität, aus der ich im März 1936 ausschied, nachdem ich vom Wintersemester 1934/35 einschl. an beurlaubt war. Als mein Vater nach Erreichung der Altersgrenze im Sommer 1934 in den Ruhestand trat, verzogen wir nach Berlin-Zehlendorf, wo ich auch jetzt im Hause meiner Eltern lebe.

Der SA. gehöre ich seit dem 4. November 1933 an und bin mit Wirkung vom 1. Mai 1937 in die NSDAP. aufgenommen.

Berlin, den 22. Juni 1938.

Max Ehlers.